# ÜBER AUFNAHME UND TRANSPORT N-HALTIGER VERBINDUNGEN DURCH DIE BLÄTTER VON DROSERA CAPENSIS L.

von

J. OUDMAN.

(Mit Tafel XII).

---

## INHALTSVERZEICHNIS.

## EINLEITUNG.

Der Gedanke, dass es Pflanzen gebe, die aus Insekten, welche sie mit ihren Blättern fangen, Stoffe aufnehmen, die von Bedeutung für die Ernährung der Pflanze sind, ist schon alt. Im Jahre 1769, also bereits zehn Jahre bevor Jan Ingenhousz die Funktion des grünen Laubblattes feststellte, sprach John Ellis ein englischer Botaniker, in einem Briefe an Linnaeus die Vermutung aus, dass Dionaea muscipula in seinen Blättern Organe besässe, die es ihm ermöglichten, sich aus den gefangenen Insekten Nahrung zu verschaffen.

Anfangs fand diese Annahme wenig Anhänger. Bis zu jener Zeit hatte man es als ein Vorrecht von Menschen und Tieren betrachtet, Pflanzen zu verzehren; dass es Pflanzen gäbe, die Tiere als Nahrung zu sich nähmen, bedeutete eine Umkehr in der Ordnung der Natur.

Linnaeus teilte Ellis' Ansichten denn auch nicht, ebensowenig wie Schreber (1771), der eine spätere Publikation John Ellis' über diese Materie ins Lateinische übersetzte. Ersterer betrachtete die Bewegung der Blätter als einen Reaktion auf einen Reiz, der aufhörte, wenn der gefangene Insekt seine Bewegungen einstellte. Letzterer hält die Behauptung Ellis' ohne Weiteres für unglaublich.

Im Jahre 1782 war es Alb. Wilh. Roth, der zum ersten

Mal eine analoge Erscheinung bei Drosera erwähnte. Er hatte wahrgenommen, dass die gestielten Drüsen zweier europäischer Sonnentauarten Drosera rotundifolia und Drosera longifolia oft über tote Insekten hingebogen waren. Absichtlich auf das Blatt gebrachte Insekten krümmten gleichfalls die Tentakel und in mehrerem oder geringerem Masse auch das Blatt selbst nach innen. Auch er glaubte annehmen zu dürfen, dass aus den gefangenen Insekten tierische Säfte als Nahrung aufgenommen würden.

Die Zahl der Pflanzenarten, bei denen man Insektenfang konstatierte nahm allmählich zu. Dass während eines Jahrhunderts nach der Äusserung Ellis' keine Versuche angestellt wurden, an denen man hätte entscheiden können, ob die gefangenen Insekten den Pflanzen als Nahrung dienten, wird wohl der Tatsache zugeschrieben werden müssen, dass das Interesse der Botaniker zu jener Zeit mehr auf den Aufbau der Systematik als auf die Lösung physiologischer Probleme gerichtet war. Wohl machte man die von den Pflanzen ausgeführten Bewegungen zum Gegenstand seiner Studien und finden wir die Anatomie des Blattes und der Tentakel von Drosera beschrieben. Auch wurden Untersuchungen über die Verdauung von Insekten und Fleischstückchen angestellt, aber die Bedeutung des Fangs für die Pflanze wurde nicht dargelegt. Für Literaturangaben über diese Periode kann hier auf die Publikationen von Hooker (1874) und Cramer (1877) verwiesen werden.

Bahnbrechende Arbeit auf dem Gebiete der insectivoren Pflanzen wurde von Ch. Darwin (1875) geleistet und obgleich er selbst noch nicht direkt die Bedeutung des Insektenfangs für diese Pflanzengruppe dargelegt hat, hat er sie, namentlich auch durch den Nachweis eines Eiweissspaltenden Enzyms, sehr wahrscheinlich gemacht. Es werden auch seine Untersuchungen gewesen sein, die andere Forscher zu näheren Untersuchungen angeregt haben, sodass schon um 1880 herum durch vergleichende Kulturversuche nachgewiesen worden war, dass Insektenfang das Wachstum der Insektivoren bedeutend fördere, ein Ergebnis, das von späteren Forschern bestätigt wurde.

Die Mehrzahl der genannten Versuche wurde mit Drosera-Arten angestellt, wahrscheinlich weil diese Insektivor wohl das allgemeinste ist. Von diesen Pflanzen sollen also Nährstoffe aus den gefangenen Insekten aufgenommen werden. Die Frage, welche Stoffe auf diese Weise aufgenommen werden, ist bis jetzt noch nicht völlig aufgeklärt, obschon in der Literatur über dieses Problem wohl verschiedene Anweisungen gefunden werden. Dass Stickstoff dabei eine bedeutende Rolle spielt, wird ziemlich allgemein angenommen. Die Ausscheidung eines proteolytischen En-

zyms lässt diesen Gedanken gleich hervortreten. Von den Untersuchungen Darwins u.a. über dieses Problem aber abgesehen, welche nur indirekt und nicht überzeugend die Bedeutung der auf das Blatt angebrachten Stickstoffverbindungen zeigen, finden wir in der Literatur nur wenige Anzeichen, die diese Vermutung bestätigen.

Eine zweite Frage, die gleich hiermit aufkommt und die noch immer nicht beantwortet wurde, ist diese: von welchen Organen werden die auf das Blatt gebrachten Stoffe aufgenommen? Oft wird ohne weiteres angenommen, dass dies durch die Tentakel geschieht und für diese Annahme werden mehrere Anzeichen in der Literatur gefunden. Es gibt aber auch Untersuchungen, welche die Vermutung rechtfertigen, dass auch die auf den Blättern vorhandenen Papillen eine Rolle bei der Stoffaufnahme spielen. Nur quantitative Versuche können hier Sicherheit gewähren.

Wenn sich herausstellt, dass Stickstoffhaltige Stoffe von den Blättern von Drosera aufgenommen werden, kann man sich weiter fragen, was mit dem aufgenommenen N geschieht. Darüber ist wenig oder nichts bekannt. Im Zusammenhang mit an anderen Pflanzen angestellten Untersuchungen, kann man darüber nur Vermutungen haben.

Von diesen Problemen wird das Nachfolgende handeln. Im ersten Abschnitte wird der Einfluss verschiedener N-haltiger Verbindungen auf das Wachstum an Hand einer Anzahl vergleichender Kulturversuche besprochen werden.

Im zweiten Abschnitte kommt das Aufnahme-problem zur Sprache und der Einfluss äusserer Umstände darauf; eine Anzahl quantitative Versuche wurden darüber angestellt.

Der dritte Abschnitt handelt schliesslich vom Verbrauch und Transport aufgenommener N-Verbindungen; auch darüber wurden einige quantitative Versuche angestellt.

---

## ABSCHNITT I. **Kulturversuche.**

### § 1. Literatur.

Wie gesagt finden wir schon in der ältesten Literatur über die Insektivoren die Vermutung geäussert, dass diese Pflanzen aus den von ihnen gefangenen Insekten Stoffe aufnähmen, die in den Prozess des Stoffwechsels aufgenommen würden, und in dieser Weise das Wachstum der Pflanzen beförderten.

Obgleich also diese Hypothese schon in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts ausgesprochen wurde, dauerte es bis etwa 1875 bevor man damit angefangen hat, durch vergleichende Kulturver-

suche einige Gewissheit auf diesem Gebiete zu schaffen. Vor jener Zeit wurde die Frage der Bedeutung des Insektenfangs besprochen, ohne dass exakte Beobachtungen über dieses Problem angestellt wurden. Weiter befasste man sich namentlich mit der Anatomie und Morphologie dieser merkwürdigen Pflanzengruppe. Ausführliche Literaturaufgaben über diese Periode findet man bei Hooker, Cramer, Drude u.a.

Im Jahre 1875 erschien die eingehende Arbeit Ch. Darwins „*Insectivorous plants*", ein Werk, das die Kenntnisse auf dem Gebiete der Insektivorie sehr bedeutend erweiterte.

Er bringt dieses Phänomen in Zusammenhang mit dem unfruchtbaren Boden, auf dem diese Pflanzen wachsen, und es ist seine Ansicht, dass der Insektenfang wichtig, ja sogar notwendig für diese Pflanzen sei, da dies einen Ausgleich gegen den zu geringen Zufuhr von Nährsalzen, besonders N-Verbindungen aus dem Boden sei. Diese Ansicht gründete er namentlich auf Tentakelreaktion, auf das Auftreten von Aggregation und das Vorhanden sein eines eiweissspaltenden Enzyms, das er mit Pepsin vergleicht. Da namentlich Stickstoffhaltige Verbindungen Tentakelbewegungen erregen, glaubt er, dass besonders dieser Stoff aus den gefangenen Tieren bezogen werde.

Wie detailliert und genau seine Versuche auch angestellt wurden, dennoch ergibt sich aus ihnen nicht die Bedeutung der Insektenernährung für das Wachstum dieser Pflanzen: Es ist denn auch sehr bemerkenswert, dass Darwin keine vergleichenden Kulturversuche angestellt hat, sondern sich in dieser Hinsicht mit der Erwähnung der Beobachtung eines englischen Gärtners Knight begnügt, nach dem Dionaea bei Fütterung mit Rindfleisch besser gedeihe als ohne dieselbe.

Das Problem, ob der Insektenfang von einiger Bedeutung für das Wachstum der Pflanzen sei, hatte mit der Arbeit Darwins seine Lösung noch nicht gefunden. Seine Zeitgenossen waren denn auch nicht alle von seiner Arbeit überzeugt. Im Jahre 1877 erklärte Cramer in einem Vortrag über die Insektivoren, in dem er den damaligen Stand der Wissenschaft in Bezug auf dieses Problem wiedergibt: „Bei alledem wird man indessen zugeben müssen, das wir weit, sehr weit davon entfernt sind sagen zu können: die Nothwendigkeit oder auch nur Nützlichkeit der Insektenverdauung durch Pflanzen sei unwiederleglich bewiesen.... und so lange nicht neue, sorgfältige vergleichende Kulturversuche unzweideutig dargetan haben werden, dass eine kleinere oder grössere Zahl insektenfressender Pflanzen bei Fütterung mit Insekten etc. besser gedeihen als ohne dies, bei übrigens gleicher Qualität der

Versuchspflanzen und unter sonst gleichen äussern Verhältnissen, werden wir von einem namhaften Fortschritt in dieser Richtung nicht sprechen können."

Dass diese Lücke in der Arbeit Darwins allgemein empfunden wurde, ergibt sich wohl aus der Tatsache, dass kurz nach der Erscheinung der „*Insectivorous plants*" mehrere Forscher sich mit vergleichenden Kulturversuchen beschäftigt haben. Schon im Jahre 1876 erschien eine Untersuchung auf diesem Gebiete von C. de Candolle.

Er arbeitete nur mit 4 Pflanzen von Dionaea muscipula, von denen zwei mit Insekten, Fleischstückchen oder Eiweiss gefüttert wurden, während bei den beiden andern jede Fütterung unterblieb. Nach 6 Wochen war es ihm nicht möglich, Unterschiede zwischen den gefütterten und den nichtgefütterten zu finden. Er schloss aus diesem Versuche, dass Insektenernährung für diese Pflanzen nicht notwendig sei, obgleich er zugibt, dass die Zahl der von ihm verwendeten Pflanzen zu gering gewesen sei um feststehende Schlüsse zu ziehen.

Ausführlichere Versuche als die De Candolles wurden von Fr. Darwin (1878) angestellt. Er arbeitete mit Dr. rotundif. von denen er eine grosse Anzahl ausgewachsener Exemplare sammelte, die er auf Schüsseln mit Moos aussetzte. Diese Schüsseln (6 an der Zahl) wurden unter eine Gazekappe gestellt um Insekten fern zu halten. Die Hälfte der Pflanzen jeder Schüssel wurde gefüttert mit Fleischstückchen von durchschnittlich 1.3 mg. Der erste Unterschied, den er zwischen den gefütterten und den nicht gefütterten feststellte, war, dass erstere grüner waren als letztere, eine Erscheinung, die er einer Zunahme der Quantität Chlorophyll zuschreibt. Dies sollte dann die Kohlensäure-assimilation befördern, wodurch das Trockengewicht erhöht werde. Am Ende der ersten Kulturperiode erwies sich schon, dass die gefütterten Pflanzen einen bedeutenden Vorsprung auf den nichtgefütterten gewonnen hatten. In der Zahl der Blütenstände, Höhe der Blütenstände, Zahl der Kapseln, Zahl der produzierten Samen, Zahl der Blätter und Trockengewicht zeigen die gefütterten Exemplare ihre Überlegenheit.

Zugleicherzeit mit Fr. Darwin stellten Kellermann und Raumer (1878) ähnliche Kulturversuche an, gleichfalls mit Drosera rotundifolia. Es wurden wild wachsende Pflanzen gesammelt und in Holzkästen gesetzt mit einer Mischung von Sand, Heide-erde und zerriebenem Sphagnum. Gefüttert wurde mit Blattläusen. Das Ganze wurde in einer Sumpflage aufgestellt und vor Insekten geschützt.

Die Ergebnisse sind denen F. Darwins qualitativ gleich. Auch hier wiesen die gefütterten Pflanzen ein bedeutend besseres Wachstum auf als die nichtgefütterten.

Ein heftiger Gegner Darwins war damals E. Regel. Schon im Jahre 1876 stellte sich dieser Forscher aus theoretischen Erwägungen der Auffassung Darwins, dass die Insektivoren irgendeinen Nährstoff aus den von ihnen gefangenen Insekten aufnähmen, gegenüber. Ihm ist „die Wurzel das einzige Organ für die Aufnahme der rohen Nährungssaften und das Blatt das Organ für die Verarbeitung derselben."

Im Jahre 1878 verspricht er, Versuche über dieses Problem anzustellen. Diese Experimente wurden 1879 mit 8 kräftigen Pflanzen von Drosera rotundifolia und Drosera longifolia, die in einem naheliegenden Moor gesammelt worden waren, ausgeführt. Die Pflanzen jeder Gruppe wurden über mit Torferde angefüllte Näpfe verteilt. Diese wurden unter Glasglocken gestellt, wobei für gute Ventilation gesorgt wurde. Es wurde mit Fleischstückchen von der Grösse eines Nadelknopfes gefüttert, anfangs allwöchentlich einmal. Weil aber die gefütterten Blätter Flecke zu zeigen anfingen und sogar abstarben, konnte dies nicht immer stattfinden. Wahrscheinlich wird die Fütterung zu kräftig gewesen sein. Das Ergebnis war denn auch, dass die nicht gefütterten Pflanzen einen viel grösseren Ertrag hatten als die gefütterten. Diese Versuche besagen aber wenig, da mit viel zu wenig Material gearbeitet wurde und wahrscheinlich, wie schon bemerkt, zu stark gefüttert worden ist, wodurch die gefütterten Blätter zugrunde gingen.

Im Jahre 1883 gelangte Büsgen zu ganz anderen Ergebnissen. Im Gegensatz zu den obenerwähnten Forschern ging er nicht von ausgewachsenen Pflanzen, sondern von Samen aus, eine Tatsache, welche der Genauigkeit der Untersuchung zu gute kommen muss. Wenn die Pflanzen eine gewisse Grösse erreicht hatten, wurden sie auf Torfstücke hinübergebracht, die in einer Nährlösung gekocht worden waren. Die eine Hälfte wurde fortwährend mit Blattläusen gefüttert.

Die Versuche Büsgens bedeuten weiter einen Fortschritt, indem er mit verschiedenen Nährlösungen im Boden arbeitet. Dadurch wird es ermöglicht, etwas über die Beschaffenheit der aus den Insekten aufgenommenen Stoffe in Erfahrung zu bringen. Besonders klar ist er in der Beschreibung dieses Teils seiner Versuchsanordnung nicht, aber es kommt darauf hinaus, dass er drei verschiedene mineralische Nährlösungen in den Boden gibt.

1. Eine Lösung, die alle für das Wachstum notwendigen Elemente enthält, also auch N.

2. Eine Lösung, die alle notwendigen Elemente enthält, ausser N.

3. Destilliertes oder Brunnenwaser, das also keine oder nur wenig Nährsalze enthält.

Eine Reihe in dieser Weise behandelte Pflanzen wurde dann weiter mit Insekten gefüttert, eine Parallelreihe blieb unernährt.

Das die ersten Kulturen betreffende Ergebnis war, dass die ernährten Pflanzen besser gediehen als die nichternährten. Der Ertrag an Blütenständen und Kapseln und Trockengewicht war viel höher. Die Blätterzahl war anfangs auch grösser, aber nachher wurde diese so ziemlich gleich, indem von den ernährten Pflanzen mehr abstarben.

Von der zweiten Versuchsreihe teilt Büsgen nur mit, dass alle pflanzen klein blieben. Anfangs sah es aus, alsob die nichternährten Pflanzen besser gediehen als die ernährten, aber später holten letztere dies wieder nach. Hieraus schliesst er, dass der Stickstoff der verdauten Insekten nicht imstande wäre das Kaliumnitrat zu ersetzen, und dass der Stickstoff aus den Insekten erst Bedeutung für das Wachstum bekäme, wenn sie durch das Vorhandensein einer gewissen Menge N-haltigen Stoffes gestützt würde.

Diese Ergebnisse muten sonderbar an, wenn man sie mit denen der dritten Reihe vergleicht. Die nichternährten Pflanzen bleiben hier weit hinter den ernährten zurück, sowohl was Blätterzahl als was Blütenstände, Kapseln und Trockengewicht betrifft. Obgleich hier also ebensowenig N aus dem Boden zugeführt wird, ist Insektenernährung ganz gewiss von grosser Bedeutung. Wie die Ergebnisse dieser zwei letzten Versuche zusammenzureimen sind, ist nicht besonders klar, und der Autor sagt nichts darüber aus.

In den Jahren 1887 und 1888 stellte derselbe Forscher vergleichende Kulturversuche mit Utricularia an. Auch hierbei stellte es sich heraus, dass Pflanzen welche in der Lage waren, kleine Wassertiere zu fangen, besser gediehen als Pflanzen welche in Wasser gezogen wurden, in dem keine Tiere vorkamen. Bei diesen Versuchen soll in Betracht gezogen werden, dass die Zahl benutzter Pflanzen gering war. Demgegenüber steht, dass in zwei aufeinander folgenden Jahren analoge Resultate erzielt wurden.

Nach dem Erscheinen der oben besprochenen Forschungen wurde allgemein angenommen, dass der Insektenfang von Bedeutung für das Wachstum der Insektivoren sei. In den folgenden Jahrzehnten findet man nirgendwo Zweifel gegen diese Annahme ausgesprochen; vergleichende Kulturversuche wurden, so weit mir bekannt, einstweilen nicht mehr mit diesen Pflanzen angestellt. Andere die Insektivorie betreffende Probleme treten in den Vordergrund.

Erst im Jahre 1927 wurden wieder vergleichende Kulturversuche angestellt von J. Oosterhuis.

Eine ausführliche Literaturübersicht über dieses Problem findet man in seiner Publikation. Der Zweck seiner Untersuchung ist aber ein anderer als bei den vorherigen Forschern. Es handelt sich hier nicht so sehr um die Bedeutung der Insektivorie für das Wachstum der Pflanzen (Oosterhuis sagt selbst, er halte sie für erwiesen) als wohl um die Frage, ob Mangel an einem bestimmten Mineral durch Insektenernährung ausgeglichen werden könne. Glaubte man früher, namentlich infolge der Untersuchung Ch. Darwins, dass fast ausschliesslich N-haltige Stoffe aus dem Insektenkörper aufgenommen würden, um 1900 herum kommt die Vermutung auf, dass auch andere Stoffe bei der Insektivorie eine Rolle spielen. Auf diese Möglichkeit wurde schon von Pfeffer (1877) hingewiesen. Er dachte dabei namentlich an P-Verbindungen. Dieser Gedanke wurde später u.a. von Stahl (1900), H. Weyland (1912), und G. Schmid (1912) ausgesprochen und findet seinen Grund in der Tatsache, dass diese Pflanzen oft ein schlecht entwickeltes Wurzelsystem besitzen. Hierbei wird namentlich an Phosphor und Kalium gedacht. Weyland weist auf den geringen Prozentsatz P und K hin, der in den Wurzeln der Insektivoren gefunden wird und Schmid wies nach, dass nach Insektenernährung in den Tentakeln von Drosera K und P gefunden wird, welche Elemente vor der Ernährung nicht vorhanden sind.

Indem er mit Nährboden von bekannter Zusammensetzung arbeitete, dem gewisse für das Wachstum notwendige Elemente fehlten und in dem er nachprüfte, ob dieser Mangel durch Verabfolgung von Insekten ausgeglichen werden könne, hat Oosterhuis etwas Näheres über dieses Problem in Erfahrung zu bringen versucht.

Diese Salze wurden in destilliertem Wasser gelöst, und die Lösungen wurden auch immer mit destilliertem Wasser nachgefüllt. Oosterhuis teilt hierbei mit, dass dieses destillierte Wasser noch wohl nicht völlig mineralstoffrei gewesen sein wird. Die Pflanzen wurden in dieser Weise auf N,P,K,Mg, und Ca untersucht. Seine wichtigsten Versuche wurden mit Drosera intermedia angestellt. Er ging dabei sowohl von Samen als von Winterknospen aus. Zum Kulturboden, in den die Nährlösungen gebracht wurden, diente möglichst gut gereinigter Dünensand. Dieser wurde in weisse verglaste Schlüsseln getan, die in Wasser gestellt und mit Gazedeckeln überdeckt wurden um Insekten fernzuhalten. Die ersten Versuche ergaben wenig, wahrscheinlich durch zu geringe Ernäh-

rung. Es stellte sich aber heraus, dass die Pflanzen sehr empfindlich für einen Mangel an N im Nährboden waren, und dass eine Knopsche Lösung im Boden das Wachstum sehr bedeutend beförderte.

Bessere Ergebnisse wurden mit einer zweiten Versuchsreihe erzielt, wobei ebenso wie bei der ersten Reihe von Winterknospen ausgegangen wurde, von denen 15 in jede Kulturschüssel ausgesetzt wurden. Die mit Blattläusen gefütterten Pflanzen waren den nichtgefütterden an der Zahl der Blütenstände, Blumenzahl und Trockengewicht weit überlegen.

In Tabelle I werden die Ergebnisse dieser Versuche wiedergegeben.

TABELLE I. Wiedergabe der mit Versuchsreihen von Drosera intermedia in 1926 erzielten Ergebnisse nach Oosterhuis.

| Versuchsreihe | Zahl der Blütenstände | Blumenzahl | Trockengewicht in m.g. | Prozentsatz des Aschengehalts | Gesamtgewicht an Asche in m.g. |
|---|---|---|---|---|---|
| N-frei; nicht gefüttert | 6 | 9 | 444 | 6.3 | 28 |
| K- „ „ „ | 8 | 13 | 418 | 6.0 | 25.1 |
| P- „ „ „ | 9 | 19 | 514 | 6.1 | 31.4 |
| Mg- „ „ „ | 8 | 14 | 403 | 5.9 | 23.8 |
| Ca- „ „ „ | 8 | 12 | 485 | 6.1 | 29.6 |
| Dest. Wasser; nicht gefüttert | 7 | 11 | 389 | 4.3 | 16.7 |
| N-frei; gefüttert | 23 | 66 | 1436 | 6.1 | 87 |
| K- „ „ | 17 | 53 | 1349 | 6.5 | 87.7 |
| P- „ „ | 25 | 74 | 1504 | 6.2 | 93.2 |
| Mg- „ „ | 17 | 51 | 1492 | 6.3 | 94 |
| Ca- „ „ | 16 | 54 | 1209 | 6.0 | 72.6 |
| Dest. Wasser; gefüttert | 24 | 77 | 1492 | 5.0 | 74.5 |
| Natürl. Umgebung; nicht gefüttert | 9 | 12 | 343 | 5.3 | 18.2 |
| Knopsche Lösung; „ „ | 14 | 35 | 759 | 6.3 | 47.8 |

Oosterhuis zieht daraus die folgenden Schlüsse:

1. Mit den Wurzeln können Mineralnährstoffe aufgenommen werden.

2. Auch bei reicher Pflege mit Nährstoffen sind die Pflanzen dennoch nicht imstande, sich in so hohem Masse zu entwickeln als bei Insektenernährung.

3. Auf Grund der Tatsache, dass bei seinen Versuchen mit Insektenernährung salzarmer Kulturen, die Entwicklung grösser ist als die der auf salzreichen Nährboden gezogenen aber nicht mit Insekten gefütterten Pflanzen, sieht er die Bedeutung der Insektenernährung namentlich in der Aufnahme von Eiweiss-

spaltungsprodukten aus den Insekten. Eine Aufnahme von Salzen hält er zwar nicht für ausgeschlossen, aber doch auch nicht für den wichtigsten Faktor bei der Insektenernährung.

Aus diesen Versuchen ergibt sich, dass bei Mangel an N im Boden die Pflanzen dieses Element ganz gut aus den Insekten beziehen können, und dass sie dann besser gedeihen als wenn der Boden eine Knopsche Lösung enthält. Weiter möchte ich mich auf diese Ergebnisse nicht einlassen, da sie nur in geringer Beziehung zu meinen eigenen Versuchen stehen.

Die übrigen Kulturversuche von Oosterhuis sind mit Drosera intermedia und Drosera capensis auf Torf. Hierbei ging er von Samen aus. Auch aus diesen Versuchen schliesst er, dass das gute Gedeihen der gefütterten Pflanzen den organischen N-haltigen Verbindungen und nicht so sehr den Mineralstoffen aus den Insekten zugeschrieben werden muss. In dieser Vermutung wird er noch bestärkt, indem er feststellt, dass mit Insekten gefütterte Pflanzen einen höheren N-Gehalt haben als andere Pflanzen, auch wenn diese mit einer Knopschen Lösung ernährt worden sind.

Schliesslich sind noch vergleichende Kulturversuche mit Drosera rotundifolia von K. Behre (1929) angestellt worden. Er arbeitete mit in einem Sumpf gesammelten ausgewachsenen Pflanzen auf Wasserkulturen. Drei Versuchsreihen wurden angeordnet, deren erste Knopsche Lösung in ¼ von der normalen Konzentration erhielt, während Insekten von den Pflanzen gefangen werden konnten. Die zweite Reihe stand auf destilliertem Wasser, während auf die Blätter mit Insekten oder Fleischstückchen ernährt wurde. Die letzte Reihe erhielt gleichfalls destilliertes Wasser, während gefangene Insekten entfernt wurden. Als Vergleichskonstante verwendet Behre die durchschnittliche Blätterzahl von 13 Zählungen während des Sommers und die Zahl der Blütenstände am Ende des Versuches.

Die Pflanzen, welche sich auf destilliertem Wasser befanden und mit Insekten ernährt waren, ergaben sich als die besten. Die Pflanzen, die nur Knopsche Lösung erhalten hatten, standen etwas hinter ihnen zurück. Die dritte Reihe war die schlechteste.

Mit der zweiten und dritten Reihe wurde der Versuch noch einen Sommer fortgesetzt, wobei die Unterschiede noch deutlicher hervortraten. Merkwürdig war es, dass diese Pflanzen, im Gegensatz zu andern gezüchteten Exemplaren, keine Blütenstände hervorbrachten.

Behre gelangt zum Schluss, dass Insektenernährung zweifellos von Bedeutung für die Pflanze sei. Er denkt dabei namentlich an die Aufnahme anorganischer Stoffe.

## § 2. Eigene Untersuchungen.

### a. *Material und Methode.*

Sowohl zu meinen Kulturversuchen als zu allen andern Untersuchungen verwendete ich *Drosera capensis* als Versuchspflanze. Diese Art war im botanischen Garten in Groningen vorhanden und besass diesen Vorzug vor den einheimischen Arten, dass die Blätter grösser sind und sich dadurch besser zu verschiedenen Untersuchungen eignen. Es wurde immer von Keimpflanzen ausgegangen, die auf Hochmoortorf bezw. auf Torfmull gezogen wurden.

Zu Kulturversuchen bilden die Drosera-arten kein besonders geeignetes Material. Die erste Schwierigkeit steckt darin, dass die Keimpflanzen so ausserordentlich klein sind. Es kommt noch hinzu dass diese Keimpflanzen anfangs keine Wurzeln haben. Heinricher (1902) und Diels (1906) welche die Keimpflanzen von mehreren Drosera-arten untersuchten, konstatierten, dass am Hypokotyl eine Anzahl Trichomen bezw. Rhizoïden entstehen, und dass sich erst später aus dem Stengel eine Anzahl Adventivwurzeln entwickeln. Diese Adventivwurzeln bleiben meistens unverzweigt und sind dicht mit Wurzelhaaren besetzt. Die Zahl dieser Adventivwurzeln ist oft gering und variiert mit der Art. Bei Drosera capensis fand ich meistens nicht mehr als zwei oder drei, von denen die ältesten ganz oder teilweise abgestorben waren.

Das Fehlen von Wurzeln an den Keimpflanzen und die geringe Entwicklung der ersten Adventivwurzeln machen die Verwendung von Wasserkulturen sehr schwierig, wenn nicht unmöglich, wenigstens mit sehr jungen Pflanzen. Auf die Anwendung dieser Methode habe ich deshalb verzichtet.

Es zeigte sich, dass auch die Zucht in Sand bei Keimpflanzen seine praktischen Schwierigkeiten hatte. Oosterhuis teilt mit, dass es ihm nicht gelang junge aus Samen gezogene Pflänzchen in Sandkulturen wachsen zu lassen.

Bei den von mir angestellten orientierenden Versuchen ging es gerade so vor sich. Die Pflanzen gediehen nicht sondern starben. Die Ursache hiervon lässt sich vielleicht zum Teil in der geringen Wasserkapazität von Sand suchen. Für Pflanzen mit einem so schwach entwickelten Wurzelsystem wie Drosera muss dies wohl sehr schädlich sein.

Ich musste mich also nach einem anderen Kulturboden umtun. Anfangs wurden dafür Stücke Hochmoortorf gewählt, die vorher in Leitungswasser eingeweicht und gespült wurden. Darauf wurden die Pflanzen ausgesetzt, aber bald schon stellte sich heraus, dass

dieser Kulturboden wohl besonders untauglich zu vergleichenden Kulturversuchen war. Die Zusammensetzung der Törfe erwies sich als sehr heterogen. Ohne dass noch ungleiche Nahrung gegeben war, wich in kurzer Zeit das Wachstum der verschiedenen Pflanzen so weit voneinander ab, dass sich hiervon kein einziges gutes Resultat erwarten liess.

Am Ende entschloss ich mich, Torfmull, wie er im Handel käuflich ist, als Kulturboden zu verwenden. Dieser Torf wurde gesiebt um gröbere Stücke zu entfernen. Danach wurde er in Eimern tüchtig gespült mit Leitungswasser. Alsdann wurde er in leinene Säcke getan, die an den Hahn der Wasserleitung befestigt wurden, und durch die ich dann während 3 oder 4 Tage Wasser fliessen liess. Schliesslich wurde der Torfmull noch in destilliertem Wasser nachgespült. So wurde eine Homogenität erhalten, welche nichts zu wünschen übrig liess.

Es muss eingestanden werden, dass Torfmull für ganz genaue Versuche kein idealer Nährboden ist. Mit Recht sagt Hiltner, wenn er von Torfmull als Mittel, die Wasserkapazität von Sand zu erhöhen spricht, dass man damit Humussäuren und Nährstoffe in den Boden bringt. Dennoch scheint mir dieser Nährboden nicht sonderlich fruchtbar zu sein. Es stellte sich mir während meiner Experimente heraus, dass einerseits die darauf ausgesetzten Pflanzen nicht starben, dass aber andrerseits ebensowenig von irgendeinem wahrnehmbaren Wachstum die Rede sei. Zu meinen Versuchen darf denn auch m. E. der verwendete Kulturboden für genügend geeignet gehalten werden.

Als Kulturgefässe bediente ich mich weisser verglaster irdener Schüsseln, die von innen einen Durchmesser von 20 cm. oben und 18.5 cm. auf dem Boden hatten. Die Tiefe war 5.5 cm. Durch zwei Glasplatten wurde der mittlere Teil abgesperrt, ebenso wie dies von Oosterhuis gemacht wurde. Zwischen diese Glasplatten wurde der Torfmull gebracht, während die zu verwendende Nährlösung von beiden Seiten hinzugefügt werden konnte.

Diese Schüsseln wurden in Zinkbehälter gestellt, die 150 cm. lang, 100 cm. breit und 5 cm. tief waren. Darin wurde Wasser getan um laufende Insekten abzuhalten. In einem solchen Behälter konnten 24 Schüsseln gestellt werden. Über die Kulturschüsseln wurden Kappen aufgestellt, die 96 cm. in der Länge, 72 cm. in der Breite und 26 cm. in der Höhe waren. Die Kappen, welche dazu dienten die fliegenden Insekten fernzuhalten, bestanden aus einem Holzgerippe und waren mit feiner Eisengaze überzogen. Unter eine solche Kappe konnten 12 Kulturschüsseln gestellt werden. Die Kappen standen ebenso wie die Schüsseln in dem Wasser,

das in die Zinkbehälter getan war. In dieser Weise wurden Insekten völlig von den Pflanzen ferngehalten.

Die ganze Versuchsanorduung war in einem Warmhaus vor einem Fenster nach Süden aufgestellt. Die Temperatur in diesem Warmhaus variierte zwischen ± 20 und 32° C.

Wenn die Keimpflanzen sich genügend entwickelt hatten (sie besassen dann ausser den Kotyledonen 3 oder 4 sehr kleinen Blättchen), wurde eine sehr grosse Anzahl auf einige Kulturschüsseln übergebracht. Diese Anzahl wurde viel grösser genommen als zu den Versuchen nötig war.

Die Erfahrung lehrt n.l., dass es schwer hält, homogenes Material zu erlangen, da alle Pflanzen sich nicht gleich schnell entwickeln. Da die Pflanzen, wie gesagt, auf dem verwendeten Kulturboden nicht wuchsen, wurde ein wenig Knopsche Lösung hinzugefügt um die Entwicklung zu befördern.

In einiger Zeit wurden die Pflanzen noch einmal auf andere Schüsseln versetzt, wobei die grössten und die kleinsten entfernt wurden. Auch hier wurde dem Kulturboden ein wenig Knopsche Lösung beigefügt. Aus diesen Kulturen wurden schliesslich die definitiven Versuchspflanzen gewählt.

Auf jede Schüssel wurden bei der ersten Versuchsreihe 12 Pflanzen gebracht. Für eine grössere Zahl würden die Schüsseln bei einer gehörigen Entwicklung der Pflanzen zu klein sein.

Nach diese Vorbereitungen konnte mit den Versuchen angefangen werden. Durch wiederholte Auswahl war jetzt genügend homogenes Material erhalten. Durch die Ernährung mit Knopscher Lösung hatten die Pflanzen die zu einer gehörigen Fütterung auf den Blättern erforderliche Grösse erreicht. Die Blätter besassen jetzt so ungefähr eine Länge von 3 mm. Eine solche Blattgrösse war deshalb für meine Versuche erwünscht, weil mehrere Stoffe in gelöster Form auf die Blätter appliziert wurden, wozu eine kleine Spritze gebraucht wurde. Wenn die Blätter zu klein sind, so ist die Gefahr gross, dass ein Teil der Lösung auf den Kulturboden gerät.

Schliesslich soll noch mitgeteilt werden, dass für die Insektenernährung Blattläuse verwendet wurden.

Bei Ernährung mit Gelatine wurde eine 2% Lösung benutzt, und sie wurde in Würfelchen v. ± 1 $mm^3$ verabfolgt.

### b. *Ergebnisse der ersten Kulturversuche.*

Mit den ersten meiner Kulturversuche wurde am 17 Juli 1930 der Anfang gemacht.

Beginn März war Samen ausgesät worden und nach dem oben-

behandelten Verfahren konnten die Pflanzen in Juli in Kultur genommen werden. Bevor diese Nährversuche angefangen wurden, war eine Anzahl orientierende Versuche mit verschiedenen Stoffen, die möglicherweise für eine Ernährung via die Blätter in Betracht kommen könnten, angestellt worden. An erster Stelle sollten Insekten dazu dienen. Bei diesen orientierenden Versuchen stellte sich heraus, dass jedes Blatt 5 Blattläuse vertragen konnte.

Neben Insekten wurden vorläufig weiter nur organische N-haltige Stoffe probiert. Zunächst wurde dazu Gelatine gewählt, ein Stoff, von dem Ch. Darwin schon festgestellt hatte, dass er durch Drosera gespalten wurde. Es zeigte sich, dass dieser Stoff in 4, 2, 1 und 0.5 prozentigen Konzentrationen gut vertragen wurde, dass aber nach der Fütterung rotbraune Flecke auf die Blätter erschienen.

Ein anderer Stoff, der gebraucht werden sollte, war Pepton, ein Stoff, der in 2, 1, 0.5 und 0.25 prozentigen Konzentrationen gut vertragen wurde. Weiter wurde an Aminosäuren gedacht. Hiervon wurden probiert: das Halbamid Asparagin, wovon seit den Forschungen von B o r o d i n (1878) bekannt ist, dass es allgemein in Pflanzen gefunden wird, und Leucin.

Asparagin wurde in 1.5, 1, 0.5 und 0.25% Konzentrationen verabfolgt, ohne dass die Pflanzen Schaden davon erlitten. Leucin erwies sich aber in alle diesen Konzentrationen als sehr schädlich, sogar in dem Masse, dass die damit gefütterten Pflanzen abstarben. Daher entschloss ich mich, nicht mit diesem Stoffe zu arbeiten.

Der übrigen obenerwähnten Stoffe habe ich mich aber wohl bedient. Mit jedem dieser Stoffe wurden je 3 Kulturen angefangen. Eine erhielt im Boden destilliertes Wasser, eine zweite eine N-freie Lösung und die dritte eine Knopsche Lösung. Als N-freier Lösung bediente ich mich derjenigen, die ebenfalls von B ü s g e n und O o s t e r h u i s angewiesen wurde. Weiter wurde noch eine Kultur angefangen mit einer Mischung von 2% Gelatine und Knopscher Lösung, wobei destilliertes Wasser in den Boden gebracht wurde um festzustellen, ob diese Mischung an sich imstande sein würde, ein gutes Wachstum hervorzurufen. Eine andere Kultur erhielt nur Knopsche Lösung auf die Blätter und destilliertes Wasser in den Boden.

Eine Übersicht über die applizierte Nahrung findet man in der nachstehenden Tabelle II, in der zugleicherzeit die Ergebnisse mitgeteilt werden.

Die verwendeten Stoffe waren aus der Fabrik von Brocades & Stehman, wie auch das destillierte Wasser, dessen ich mich bei

allen Versuchen bediente. Auch dieses destillierte Wasser wird ebenso wie das von **Oosterhuis**, gewiss wohl Spuren von Mineralstoffen enthalten haben. Weil aber in meinem Fall die Pflanzen nur auf salzarmem Boden wuchsen, wird der dadurch gemachte Fehler gering gewesen sein.

Der Kulturboden wurde während des Sommers zwei mal erneut, wobei zugleicherzeit eine neue Nährlösung in den Boden gebracht wurde. Die Knopsche Lösung hatte, wenn sie verabfolgt wurde, ein pH von 5.3, die N-freie Lösung 5.6. Wenn die Lösungen abe. einige Stunden im Torfboden gewesen waren, betrug das pH 6.4 in beiden Lösungen. Dies blieb dann weiter konstant. Dies Konstantbleiben des pH in den Nährlösungen muss wahrscheinlich dem Puffervermögen des Torfmulls zugeschrieben werden.

Wie erwähnt wurden die Lösungen mit einer Spritze auf die Blätter gebracht, auf jedes Blatt ein Tropfen. Gelatine wurde in Blöckchen verabfolgt.

Jeden 10. Tag wurde auf die Blätter gefüttert. Weil die Insekten oft zu schimmeln anfingen, infolgedessen anfangs starkes Blattsterben auftrat, wurden diese, nachdem sie 3 oder 4 Tage auf den Blättern gelegen hatten mit einer Pinzette entfernt. Während der Beobachtungsperiode wurde 10 mal gefüttert. Als Mass für das Wachstum wurde die Anzahl der Blätter festgestellt, während weitere Notizen über die Blattgrösse und den allgemeinen Zustand der Kulturen gemacht wurden.

Die Anzahl der Blätter wurde am Anfang und nachher noch 4 mal festgestellt.

Gezählt wurden die frischen Blätter, während die abgestorbenen Blätter fortwährend abgeschnitten, gezählt und gesammelt wurden zur Bestimmung des Trockengewichtes.

Die Ergebnisse dieser Kulturversuche sind in der Tabelle II wiedergegeben, in der die Blätterzahl jeder Pflanze am 20 Juli, 22 August, 15 Sept., 11 Okt. und 4 Nov. mitgeteilt wird. Weiter wurde die Gesamtzahl der Blätter, die jede Pflanze entwickelt hatte und schliesslich das Trockengewicht angegeben.

Bei der Besprechung der Ergebnisse dieser Kulturversuche haben wir die mit Gelatine gefütterten Pflanzen vorläufig ausser Betracht zu lassen, weil diese ein abnormes Wachstum aufwiesen, auf das wir später noch zurückkommen werden.

Betrachten wir nun die übrigen Kulturen; zuerst diejenigen, die nur destilliertes Wasser im Boden erhalten haben, also die N. I, IV, XIII und XV, so sehen wir, dass die Pflanzen, mit Ausnahme von XV; wenig Wachstum aufweisen. Die Zahl der frischen Blätter bleibt so ziemlich gleich, die Gesamtzahl entwick-

TABELLE II. Die bei den ersten Kulturversuchen mit Drosera capensis erzielten Ergebnisse.

| Kultur N | Verabfolgte Stoffe | | Durchschnittliche Blätterzahl jeder Pflanze | | | | | Durchsm. Gesamtzahl der Blätter jeder Pflaze | Durchschn. Trockengew. jeder Pflanze |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Blatt | Boden | 20 Juli | 22 Aug. | 15 Sept. | 11 Okt. | 4 Nov. | | |
| I | Nichts | Dest. Wasser | 7 | 7 | 6.25 | 6.82 | 6 | 15.33 | 66 |
| II | „ | N-freie Lösung | 6.92 | 7.25 | 6.83 | 6.17 | 6.42 | 15.75 | 87 |
| III | „ | Knopsche Lösung | 7.08 | 11.33 | 11.75 | 11.50 | 11.58 | 23.50 | 261 |
| IV | Asparagin 1.5% | Dest. Wasser | 7 | 9.18 | 7.91 | 6.10 | 6.09 | 19.37 | 116 |
| V | „ | N-freie Lösung | 6.83 | 10 58 | 11.33 | 12.42 | 14.25 | 24.07 | 330 |
| VI | „ | Knopsche Lösung | 6.83 | 8.66 | 10 67 | 13.42 | 14.33 | 22.42 | 298 |
| VII | Pepton 1.5% | Dest. Wasser | 7 | 7 | 6.75 | 5.85 | 6.33 | 16.42 | 98 |
| VIII | „ | N-freie Lösung | 7.18 | 8.75 | 10.25 | 11.58 | 12.75 | 22.42 | 311 |
| IX | „ | Knopsche Lösung | 6 92 | 9.50 | 11.42 | 14.25 | 15.08 | 23.17 | 294 |
| X | Gelatine 2% | Dest. Wasser | 7.08 | 8.08 | 7.08 | (6.50) | (6.33) | | |
| XI | „ | N-freie Lösung | 6.83 | 8.42 | 9.33 | (9.68) | (9.75) | | |
| XII | „ | Knopsche Lösung | 7 | 8.58 | 10.33 | (10.67) | (11.58) | | |
| XIII | Gelatine + Kn. Lösung | Dest. Wasser | 6.83 | 8.83 | 8 | (7.75) | (7.75) | | |
| XIV | Knopsche Lösung | „ „ | 7.08 | 6.42 | 6.17 | 6.58 | 6.92 | 15.50 | |
| XV | Insekten | „ „ | 7.08 | 6.70 | 8.30 | 10.40 | 11.66 | 21.30 | 223 |
| XVI | „ | N-freie Lösung | 6.92 | 6.58 | 7.09 | 8.18 | 10 | 18.91 | 239 |
| XVII | „ | Knopsche Lösung | 6.83 | 9.08 | 10 | 11.42 | 13.76 | 23.50 | 244 |

kelter Blätter bleibt niedrig, während die Trockengewichte ebenfalls gering sind. Offenbar haben diese Pflanzen gehungert und Zugaben von Asparagin, Pepton und Knopscher Lösung haben dem nicht abhelfen können. Ein Mangel an anderen für das Wachstum unentbehrlichen Stoffen hat dieses schlechte Gedeihen verursacht. Nicht nur in Blätterzahl, sondern auch in Blattgrösse blieben diese Pflanzen zurück. Während der ganzen Beobachtungsperiode blieben die Blätter klein.

Auffällig war weiter bei diesen Kulturversuchen eine starke Anthozyanbildung, hauptsächlich in der Basis der Blattstiele und in den Tentakeln und etwas weniger in den Blattstielen. Dieses Phänomen wurde gleichfalls von F. Darwin (1878), Büsgen (1883) und Oosterhuis (1927) bemerkt.

Kultur XV, die auf die Blätter gefüttert wurde mit Blattläusen, gedieh gut im Gegensatz zu den eben besprochenen Kulturen. Anfangs blieben diese Pflanzen etwas zurück infolge des Schimmelns der Insekten, aber später holten sie ihren Rückstand schon wieder nach. Die Blätter dieser Kultur wurden viel grösser als die der eben besprochenen, aber blieben dennoch kleiner als die einiger anderer Kulturen. Anthozyanbildung fand hier wenig statt.

*Auf salzarmem Nährboden gezogene Droserapflanzen weisen bei Ernährung mit Blattläusen ein normales Wachstum auf.*

Betrachten wir weiter die N. II, V, VIII und XVI, also die Kulturen, die im Boden eine N-freie Lösung erhalten hatten. N. II, die nichts auf die Blätter erhielt, zeigt dass die Pflanzen sich nicht in dieser Nährlösung entwickeln können. Sowohl die Blätterzahl wie das Trockengewicht bleiben gering. Die Blätter bleiben klein, vielleicht etwas grösser als die der Kultur I. Weiter findet auch hier reichliche Anthozyanbildung statt. Ganz anders ging es den Kulturen V und VIII, die mit Asparagin bezw. Pepton gefüttert wurden, wo gleich eine kräftige Blattentwicklung stattfand. Sowohl was die Blätterzahl als das Trockengewicht betrifft, gehören diese zu den besten Kulturen. Die Blätter wurden ausserdem sehr gross und bekamen breite Blattstiele. Die Blätter waren etwas schlaff und die Blattspitzen biegten sich nach unten (siehe Tafel XII a). Die Farbe der Blätter war einigermassen hellgrün. Von Anthozyanbildung war hier fast keine Spur, weder in den Blattstielen noch in den Tentakeln.

Einigermassen abweichend ist N. XVI, wo Insekten gegeben wurden. Diese Kultur glich in jeder Hinsicht der N. XV, die schon besprochen wurde. Die Blätter waren kleiner und von einer festeren Struktur als bei V und VIII und ihr Grün war dunkler. Übrigens wiesen diese Pflanzen, nachdem sie anfangs infolge des Schimmelns der Blattläuse eine Rückstand bekommen hatten, ein gutes Wachstum auf.

*Er ergibt sich also, dass auf einem N-freien Boden gezogene Droserapflanzen Asparagin und Pepton als N-Nahrung und ebenfalls N-Verbindungen aus Insekten verwenden können.*

Wenn wir schliesslich die mit einer Knopschen Lösung im Boden erzielten Resultate betrachten, so ergibt sich, dass diese überall günstig sind, sowohl was Blätterzahl als was Trockengewicht anbelangt. (Kultur III, VI, IX und XVIII).

Die Blätter der N. III waren ein wenig kleiner und von einer festeren Struktur als die der N. VI und IX; letztere stimmten in ihrem Äusseren völlig mit den N. V und VIII überein, während Kultur XVII im Habitus den andern Insektenkulturen völlig gleich war. Kultur III weist wenig Anthozyan auf, die übrigen waren frei von Anthozyanbildung.

Wenn wir diese Ergebnisse überblicken und unsere Schlüsse daraus ziehen, so kann zunächst darauf hingewiesen werden, *dass der verwendete Kulturboden sehr brauchbar gewesen ist.*

Kultur N. I, die nur destilliertes Wasser im Boden erhielt, wuchs nicht wahnehmbar, was auf Mangel an Nährsalzen hinweist. N. II,

die eine N-freie Nährlösung im Boden erhielt, erging es nur wenig besser, woraus sich ergibt, dass der Boden sehr arm an aufnehmbarem N gewesen sein muss. Dass auch Mangel an andern Nährstoffen im Boden war, zeigen Kultur IV und VII, die auf die Blätter genügend N erhielten, aber trotzdem ein schlechtes Wachstum zeigten. Ob alle notwendigen Nährstoffe im Boden fehlten, lässt sich hieraus nicht mit Sicherheit schliessen. Es wäre doch möglich, dass nur ein oder zwei notwendige Elemente fehlten, wodurch das Wachstum gehemmt wurde.

Weiter wird durch die erzielten Ergebnisse bestätigt, was sich eigentlich auch schon aus den obenbesprochenen Resultaten der früheren Forscher ergeben hatte, *dass Drosera capensis ganz gut ohne den Insektenfang gedeihen kann, wenn nur genügend Nährsalze in dem Boden vorhanden sind.*

Dies zeigt sich aus Kultur N. III, die Knopsche Lösung im Boden erhielt und sich sehr gut entwickelte. Was die gelieferte Blätterzahl betrifft, gehört diese Kultur zu den besten der Reihe; was Trockengewicht anbelangt, bleibt sie etwas hinter einigen andern Kulturen zurück. Die Ergebnisse dieser Kultur weichen vielleicht etwas von den von O o s t e r h u i s erzielten ab. Dieser stellt nl. fest, dass Pflanzen, die eine Knopsche Lössung erhielten, verglichen mit den mit Insekten gefütterten, einen grossen Rückstand aufwiesen. Hiervon ist bei meinen Kulturen nicht die Rede. Vielleicht kommt dies daher, dass O o s t e r h u i s mit einer andern Art arbeitete.

Aus den Kulturen V und VIII, die eine N-freie Lösung im Boden und Asparagin bezw. Pepton auf die Blätter erhielten, ergibt sich, *dass Drosera capensis imstande ist ihren Stickstof, wenn dieser nicht im Boden vorhanden ist, durch die Blätter aufzunehmen und zwar in organischer Form.* Dass dieser Stickstoff in den Stoffwechsel aufgenommen wird, erweist sich aus dem starken Wachstum, das hierbei auftritt. Sowohl was die Blätterzahl als das Trockengewicht betrifft, sind es so ungefähr die besten Kulturen. Das Trockengewicht ist sogar noch etwas höher als wenn in Kombination mit Asparagin und Pepton noch Knopsche Lösung im Boden gegeben wurde. Ob diese Unterschiede reell sind, oder ob hier von Variabilität die Rede ist, soll dahingestellt bleiben. Ob Pepton in den Kulturen als solches aufgenommen wird wie z.B. W h i t e (1911) annimmt, oder ob es erst noch zu Aminosäuren weitergespalten wird, ist gleichfalls eine Frage, die hier nicht entschieden werden kann.

Aus den Kulturen, die mit Insekten gefüttert wurden, kann zunächst geschlossen werden, dass die Pflanzen imstande sind auch hieraus ihr N zu beziehen (N. XVI), eine Folgerung, die sich

übrigens auch aus den Versuchen von O o s t e r h u i s u.a. ziehen lässt. Kultur N. XV zeigt weiter, *dass nicht nur N, sondern auch andere Stoffe aus den Insekten aufgenommen sein müssen.* Gediehen doch die Pflanzen sehr gut, im Gegensatz zu N. IV und VII, die ausschliesslich N-Verbindungen auf die Blätter bekamen und dabei geringes Wachstum aufwiesen.

Dies lässt sich m. E. nicht anders erklären als durch die Annahme, dass auch andere Stoffe, die nicht aus dem Boden bezogen werden konnten, aus dem Insektenkörper aufgenommen worden sind.

Sonderbar ist es, dass O o s t e r h u i s, obschon er dieselben Ergebnisse erzielt, zögert, diesen Schluss daraus zu ziehen, und das starke Gedeihen der Insektenkulturen lieber den organischen N-haltigen Verbindungen zuschreiben will.

Von der Annahme von B ü s g e n, das neben der Insektenernährung zu einem guten Gedeihen noch Nitrate aus dem Boden nötig sind, hat sich bei meinen Versuchen nichts als richtig herausgestellt. Das Kultur XVII etwas besser ist als XV und XVI, muss der Tatsache zugeschrieben werden, dass erstere anfangs etwas schneller wuchs durch die Knopsche Lösung und dadurch die Insektenfütterung anfangs etwas besser vertrug.

Wenn wir schliesslich Kultur XIV noch mal betrachten, die nur Knopsche Lösung auf die Blätter erhielt, so ist es auffällig, dass diese wenig wächst. Dies wird wahrscheinlich der zu geringen Quantität Stoffe, die hier hinzugefügt wurden, zugeschrieben werden müssen. Spätere Versuche erweisen, dass die Pflanzen bei einer stärkeren Konzentration der Knopschen Lösung ein gutes Wachstum zeigen.

Auffällig ist, dass *alle schlecht ernährten Kulturen viel Anthozyan* bilden. Was einige Kulturen (die N I und II) betrifft, könnte man dies einem Mangel an N zuschreiben. Dass dies aber nicht zutrifft, ergibt sich aus IV und VII. Die Kulturen bekamen ja genügend N in der Form von Asparagin und Pepton und bildeten dennoch viel Anthozyan.

c. *Einfluss von Gelatineernährung.*

Wie schon bemerkt wurde, traten in den mit Gelatine ernährten Kulturen merkwürdige Phänomene auf. Die Gelatine, deren ich mich bediente, war aus der N.V. Lijm- en Gelatinefabriek „Delft", und war besonders zu bakteriologischen Zwecken hergestellt. C h. D a r w i n stellte schon fest, dass Gelatine von Drosera gespalten wurde. Ich konnte dies gleichfalls feststellen. Kleine Blöcke einer 2% Lösung zerflossen sehr bald und schwanden völlig, sodass man annehmen konnte, es werde aufgenommen. Nach der

Aufnahme zeigten die Blätter immer rotbraune Nährflecke, die sich zuweilen auch nach Insektenernährung wahrnehmen liessen. Obgleich dies den Pflanzen ein weniger frisches Äussere verlieh, schienen sie doch nur verhältnismässig wenig darunter zu leiden und von vielem Blattsterben war nicht die Rede.

Ungefähr 3 Wochen nach der ersten Fütterung zeigten die neugebildeten Blätter die ersten Symptone eines abnormen Phänomens, das in einer Degeneration der Tentakel besteht. (Tafel XII b, c.). Die ersten Blätter, die diese Eigenschaft aufwiesen, besassen sie nur in geringem Masse und immer auf einem sehr bestimmten Teil nl. mitten auf dem Blatte nach der Spitze hin. An den übrigen Tentakeln lässt sich dann noch nichts Besonders erblicken.

Auf den Blättern, die später entstehen, dehnt sich diese Erscheinung stets aus, namentlich nach der Spitze hin, aber allmählich auch mehr nach dem Blattstiele hin. Die Randtentakel erhalten sich am längsten normal, aber wenn die Erscheinung sich weiter ausdehnt, tritt auch hierbei eine Degeneration auf, die an der Blattspitze anfängt. Auf die Dauer erscheinen Blätter, die nur noch in der Nähe des Blattstieles einige Randtentakel besitzen und schliesslich schwinden auch diese.

Die Tentakel verlieren allmählich das Vermögen zum Sezernieren. Die neuentstandenen Blätter werden inzwischen immer kleiner und wenn man bis zum Äussersten mit der Fütterung fortfährt, stirbt die Pflanze schliesslich ab. Hört man aber zeitig damit auf, so entstehen nach einigen Wochen wieder Blätter mit normalen Tentakeln.

Untersucht man das Phänomen mikroskopisch, (Fig. 1) so stellt sich heraus, dass die Tentakeldegeneration mitten auf dem Blatte fast ohne Zwischenstadien ist. Nur eine kleine aus wenigen Zellen bestehende Erhöhung auf dem Blatte zeigt die Stelle, wo sich sonst die Tentakel entwickelt hätten. (Fig. 1 d.) Nachher bleibt auch dieses Zwischenstadium aus.

Anders steht es mit den Randtentakel, von denen man alle möglichen Zwischenstadien finden kann. Für die Beschreibung von normalen Drosera-tentakeln kann ich verweisen auf Groenland (1855), Trécul (1855), Nitschke (1861), Ch. Darwin (1875), Huie (1897), Rosenberg (1899) und Fenner (1904) die alle mehr oder weniger ausführlich die Anatomie der Tentakel der verschiedenen Drosera-arten beschreiben. Die anatomische Struktur der verschiedenen Arten ist nahezu völlig gleich.

Die erste Änderung, die bei Gelatineernährung in den Randtentakeln auftritt ist diese, dass das Köpfchen etwas zusammenschrumpft. (Fig. 1 b.). Jedes Gewebe, sowohl Drüsenzellen, Paren-

chymglocke wie Tracheidenkomplex (Nomenklatur von F e n n e r) sind noch vorhanden. Nachher schwindet das Köpfchen und nur der Stiel ist noch da (Fig. 1 c.). Das hierin auslaufende Spiralgefäss ist dann auch geschwunden. Schliesslich schwinden auch jene und es ist nichts mehr von Tentakeln auf dem Blatte sichtbar.

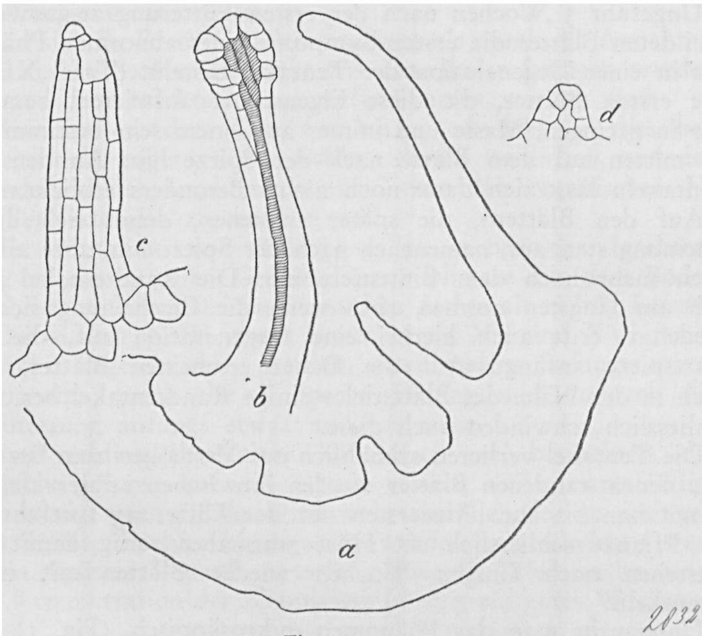



Fig. 1.

*a.* Querschnitt durch ein Blatt von Drosera capensis mit degenerierten Tentakeln. Vergr. 60 ×.
*b.* Randtentakel mit beginnender Degeneration. Vergr. 150 ×.
*c.* Randtentakel mit weiter vorgeschrittener Degeneration. Vergr. 150 ×.
*d.* Degenerierte Flächententakel. Vergr. 150 ×.

Die auf dem Blatte vorkommenden Papillen bleiben jedoch bestehen.

Was die Ursuche dieser Erscheinung anbelangt, diese lässt sich nicht so leicht feststellen. Eine Untersuchung lehrte, dass die Erscheinung mit Gelatine in ½ bis 10% Konzentrationen erregt wurde. Weiter ergab es sich, dass eine Anzahl andere Stoffe, welche absichtlich in Bezug hierauf gegeben wurden, die Erscheinung nicht erregten. Es wurden z.B. Versuche mit Rindfleisch, Hühnereiweiss und Liebigs Fleischextrakt angestellt. Weiter wurden 3 Aminosäuren hinzugefügt, nl. Glykokoll, Glutamin und Arginin.

Bekanntlich wird Glykokoll bei enzymatischer Spaltung in grosser Menge aus Gelatine erhalten, während dieser Stoff bei Spaltung von z.B. Hühnereiweiss gar nicht ensteht (Siehe z.B. M. Bergmann und L. Zervas in Kleins: „Handbuch der Pflanzenanalyse). Es wäre also denkbar, dass Glykokoll der Stoff ist, der das Phänomen hervorruft.

Mit keinem dieser Stoffe trat aber Tentakeldegeneration auf. Nur einen Stoff fand ich, ausser Gelatine, bei dem die Erscheinung wohl auftrat, nl. Glutin, einen der Gelatine nahe verwandten Stoff. Von dem teilt Robinson (1909) mit, dass er nicht von Drosera verdaut wurde, eine Behauptung, die m.E. unrichtig ist, da bei meinen Versuchen Glutin in 1% Lösung bald zerfloss und völlig schwand. Dieser Stoff führte ebenso wie Gelatine eine Tentakeldegeneration herbei.

Von der Ursache des Phänomens habe ich mir aber keinen Begriff machen können. Ob es von chemischen oder physischen Eigenschaften von Gelatine und Glutin herrührt, soll dahingestellt bleiben. Es ist sogar denkbar, dass Spuren von Verunreinigung, die immer in Handlungsgelatine vorhanden sind, dieses Phänomen erregen.

d. *Weitere Kulturversuche.*

Im Jahre 1932 wurde wieder eine Reihe vergleichender Kulturversuche angefangen. Ausser den bei vorigen Versuchen verwendeten Stoffen wurden jetzt noch eine Anzahl andere Stoffe als Blattnahrung gegeben. Als organische Stoffe wurden nebst Asparagin und Pepton noch Glykokoll, Ureum, Kaffeïn gebraucht. Weiter wurden anorganische N-haltige Stoffe gegeben nl. $KNO_3$, $Na\ NO_3$, $Ca\ (NO_3)_2$, $NH_4NO_3$, $NH_4Cl$, $(NH_4)_2SO_4$, $(NH_4)_2\ PO_4$, $KNO_2$.

Schliesslich wurde auch wieder mit einer Knopschen Lösung auf den Blätter gefüttert, jetzt in einer Konzentration, die zweimal so stark war als die welche z.B. von Jost in seinem Handbuch erwähnt wird.

Durch eine starke Algenentwicklung, die dabei auftrat, war ich genötigt, die Pflanzen jede 14 Tage auf einem neuen Boden hinüberzubringen. Die Kulturen litten infolgedessen sehr. Mehrere Pflanzen starben ab und die Kulturen wurden unregelmässig, sodass ich mich schliesslich genötigt sah, diese Versuche unterbleiben zu lassen. Eine paar Phänomene, die bei diesen Versuchen auffielen, mögen hier noch erwähnt werden. Zunächst stellte es sich heraus, dass die Pflanzen schwer von Ammoniumsalzen (Konzentration ½%) litten. Aus den Tentakeln trat roter Zellensaft heraus. Infolgedessen hört die Sekretion auf und die Pflanzen bekommen

ein unfrisches Äussere. Am wenigsten schädlich war noch $(NH_4)_3$ $PO_4$. Sehr schädlich wirkte auch $KNO_2$ in gleicher Konzentration. Die Blätter wurden auf der Stelle, wo dieser Stoff verabfolgt wurde, schlaff und starben ab. Kaffeïn 1 %, das wohl durch die Tentakel aufgenommen wird, schien das Wachstum anfangs zu befördern. Bald aber fingen die Pflanzen zu kränkeln an und starben ab. Knopsche Lösung in der hier gebrauchten Konzentration rief gehöriges Wachstum hervor. Die Pflanzen zeigen ein schlankes Äussere. Die Blattstiele sind lang und dünn. Weiter sind die Blätter schmal und lang und von ziemlich fester Struktur. Anthozyanbildung gibt es hier sehr wenig. Die Pflanzen zeigen eine dunkelgrüne Farbe.

Im Jahre 1933 wurde noch einmal eine Folge vergleichender Kulturversuche angeordnet. Die Anordnung war der obenbesprochenen gleich. Es wurde wieder von Keimpflanzen ausgegangen. Der Samen war wieder in März ausgesät worden. Nach wiederholter Selektion wurden die endgültigen Versuche angeordnet, wobei 10 Pflanzen auf jede Schüssel gebracht wurden. Die Pflanzen hatten da durchschnittlich ± 5 Blätter. Die toten Blätter wurden 3 mal während des Sommers entfernt und gezählt.

Am Ende des Versuches wurden auch die lebenden Blätter gezählt und das Trockengewicht bestimmt. Zugleicherzeit wurde

TABELLE III. Die bei den in 1933 angestellten Kulturversuchen erzielten Ergebnisse.

| Kultur N | Nahrung | | Zahl lebender Blätter auf 1 Pflanze | Zahl toter Blätter auf 1 Pflanze | Gesamtzahl der Blätter auf 1 Pflanze | Trockengewicht in mg. von jeder Pflanze | Länge des längsten Blattes in m.m. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Blatt | Wurzel | | | | | |
| I | Nichts | Dest. Wasser | 4.3 | 9.1 | 13.4 | 9.4 | 10 |
| II | „ | N-freie Lösung | 7.6 | 5.2 | 12.8 | 11.4 | 13 |
| III | „ | Knopsche Lösung | 9 | 9.8 | 18.8 | 31.8 | 21 |
| IV | Knopsche Lösung | Dest. Wasser | 6.7 | 12.6 | 19.3 | 16.8 | 18 |
| V | Lösung mit $NH_3$ | „ „ | 5 | 13.1 | 18.1 | 14.2 | 15 |
| VI | Asparagin 1% | N-freie Lösung | 12.33 | 7.78 | 20.11 | 49.7 | 28 |
| VII | Glykokoll 1% | „ | 12 | 9 | 21 | 34.6 | 24 |
| VIII | Ureum 0,5% | „ | 12.88 | 6.12 | 19 | 22.4 | 17 |
| IX | Pepton 1% | „ | 13.7 | 12.7 | 26.4 | 76.9 | 30 |
| X | Insekten | Dest. Wasser | 8.9 | 11.4 | 20.3 | 31.8 | 22 |
| XI | „ | N-freie Lösung | 7.9 | 13.5 | 21.4 | 35.7 | 22 |
| XII | N-freie Lösung | $NaNO_3$(0,1%) | 14.8 | 8.4 | 23.2 | 59.3 | 28 |
| XIII | N-freie Lösung + Asparagin 0,5% | Dest. Wasser | 8 | 1.59 | 23.9 | 51.3 | 28 |

auch die Länge der Blattscheiben gemessen.

Tabelle III gibt eine Uebersicht über die Ernährung und zugleich einen Eindruck von den damit erzielten Resultaten.

Die Kulturen wurden soviel wie möglich jede 8 Tage gefüttert. Die Kulturen IV, V und XII wurden jede 4 Tage auf die Blätter ernährt, während die Konzentration der dabei verwendeten Lösung 2 mal die normale Stärke betrug. Dies alles wurde getan um das Quantum hinzugefügter Stoffe zu erhöhen. Die für Kultur V verwendete Lösung war von folgender Herstellung, und wurde von Mes (1930) bei ihren Versuchen mit Tabak verwendet. (Tab. IV).

TABELLE IV. Die verwendete Lösung mit $NH_3$.

| | |
|---|---|
| K Cl | 0.737 |
| $Mg\ SO_4$ | 0.50 |
| $Ca\ SO_4$ | 0.50 |
| $K_2\ H\ PO_4$ | 0.28 |
| $(NH_4)_3\ PO_4$ | 0.653 |
| $Fe_3\ (PO_4)_2$ | 0.25 |
| Aqua dest. | 1000 |

Betrachten wir nun die Ergebnisse, so fällt uns zunächst auf, dass die Pflanzen viel weniger gewachsen sind als die der in Tabelle II erwähnten Kulturen. Dies fällt um so mehr auf, wenn wir das Trockengewicht beachten. Was die Ursache dessen gewesen sein kann, ist mir nicht bekannt. Trotz des geringen Wachstums, sind doch auch hier die Unterschiede wohl schlagend.

Die Kulturen I, II und III zeigen dasselbe Bild als die entsprechenden Kulturen aus dem früher besprochenen Versuch. I und II zeigen wenig oder kein Wachstum. *Knopsche Lösung im Boden fördert das Wachstum.*

Mit Knopscher Lösung auf die Blätter und destilliertes Wasser im Boden (Kultur IV) wurde ein weniger gutes Resultat erzielt. Die Gesamtzahl der Blätter ist ziemlich hoch, das Trockengewicht aber gering. Die Zahl lebendiger Blätter war während der ganzen Versuchsperiode gering. Die unteren Blätter starben bald ab. Die Blattstiele waren dünn und lang, die Blattlaminae schmal. Die Pflanzen machten überigens immer einen frischen, gesunden Eindruck.

Nahezu analoge Resultate wurden bei Kultur V erzielt. Die unteren Blätter schienen noch immer abzusterben, sodass die Anzahl lebendiger Blätter noch geringer war. Ob dies die Folge der schon früher erwähnten Tatsache, dass Drosera-blätter schlecht $NH_3$-Verbindungen vertragen, sei, soll dahingestellt bleiben.

Kultur IV und V deuten darauf hin, dass auch Aufnahme von Nitraten und $NH_3$-Verbindungen durch die Blätter das Wachstum von Drosera capensis fördert und das auch die andern Nährstoffe von den Blättern aufgenommen werden können. Dass dies sich hier nicht ausgesprochener zeigt, rührt vielleicht daher, dass die Menge applizierter Stoffe noch zu gering gewesen ist.

Asparagin und Glykokoll (Kultur VI und VII) weisen, was ihre Blätterzahl betrifft, so ziemlich dasselbe Ergebnis auf. Im Habitus wiesen die Pflanzen gewisse Unterschiede auf. Die Glykokollpflanzen waren gedrungener mit kürzern Blättern. Damit hängt vielleicht das geringere Trockengewicht zusammen. Es stellt sich aber heraus, dass auch Glykokoll ganz gut als N-Quelle dienen kann.

Dass auch Ureum dazu dienen kann, zeigt sich aus den Ergebnissen von VIII. Eine höhere Konzentration als 0.5% vertrugen die Pflanzen nicht. Diese waren sehr gedrungen, schön grün und die Blätter kurz. Damit wird wahrscheinlich das geringe Trockengewicht wohl zusammenhängen.

Auffallend ist das starke Wachstum nach Ernährung mit Pepton (Kultur IX). Sowohl an Trockengewicht wie an Blätterzahl übertrifft die Kultur die übrigen. Das Äussere der Pflanzen wurde schon eher besprocken.

Die Kulturen X und XI, die mit Insekten ernährt wurden, wiesen analoge Resultate auf als die schon früher mit Insektenernährung angestellten Versuche. Sowohl die Gesamtzahl der Blätter als das Trockengewicht ist ziemlich hoch, die Blattgrösse mittelmässig. Die Blätter starben ziemlich bald ab, trotzdem die Insekten entfernt wurden, wenn sie 3 oder 4 Tage darauf gelegen hatten, wodurch Schimmelentwicklung vermieden wurde. Nochmals mag hier darauf hingewiesen werden, dass die Kultur, die nur destilliertes Wasser durch die Wurzeln aufnehmen konnte, gleich gut gedieh als diejenige, die eine N-freie Nährlösung im Boden erhielt. Deshalb muss man es für wahrscheinlich halten, dass nicht nur N, sondern gleichfalls andere Elemente aus den Insekten aufgenommen werden.

Dass Aufnahme dieser andern Stoffe durch die Blätter sehr gut möglich ist, zeigt sich noch einmal aus den Ergebnissen von Kultur XII. Der Stickstof konnte hier in der Form von Nitrat aus dem Boden aufgenommen werden, die übrigen notwendigen Elemente durch die Blätter. Die Kultur gedieh sehr gut, wie sich aus Blätterzahl, Blattgrösse und Trockengewicht ergibt.

Sehr gute Resultate wurden auch mit Kultur XIII erzielt, wo alle erforderlichen Elemente durch die Blätter aufgenommen wer-

den mussten, der Stickstoff in organischer Form. Dies könnte die Vermutung erregen, wenn wir diese Kultur mit IV und V vergleichen, wo das N in der Form von Nitrat bezw. Ammoniak auf die Blätter appliziert wurde, dass Drosera besser imstande wäre N aus organischen als aus anorganischen Stoffen zu verarbeiten. Darauf darf aber nicht ohne Weiteres geschlossen werden, da die Konzentration der beigefügten organischen Verbindungen stets höher war als die der anorganischen. Dass das bessere Wachstum von Kultur XIII damit zusammenhängt wird sogar wahrscheinlich, wenn wir Kultur XII betrachten. Hier konnten die Pflanzen auch nur anorganisches N durch die Wurzeln aufnehmen, aber die verfügbare Menge war hier selbstverständlich viel grösser. Die Pflanzen gediehen denn auch gleich viel besser als bei IV und V.

Aus dieser letzten Reihe Kulturversuche lässt sich Folgendes schliessen:

*Drosera capensis ist, bei Stickstoffmangel im Boden imstande dieses aus auf die Blätter applizierten N-Verbindungen aufzunehmen und in seinen Stoffwechsel zu beziehen.*

*Die aufgenommenen Verbindungen können anorganischer (Nitrat, Ammoniumverbindungen) oder organischer Natur (Asparagin, Glykokoll, Ureum, Pepton) sein. Welche Stoffe die günstigste Wirkung haben, lässt sich aus diesen Versuchen nicht erschliessen.*

*Nicht nur Stickstoff, sondern auch andere erforderliche Elemente können, wenn sie im Boden fehlen, durch die Blätter aufgenommen und in den Stoffwechsel bezogen werden (Kultur IV, V, XII, XIII).*

*Es ist mehr als wahrscheinlich, das ausser Stickstoff, auch andere für die Pflanze notwendige Elemente aus Insekten aufgenommen werden.*

## ABSCHNITT II. **Die Aufnahme N-haltiger Verbindungen durch die Blätter von Drosera capensis.**

### § 1. Literatur.

In seiner Abhandlung „Die insektenfressenden Pflanzen" in Schenks „Handbuch der Botanik" (1882) sagt Drude: „Als eine weitere Lücke, deren Ausfüllung zur genaueren Kenntnis unserer interessanten Pflanzen wünschenswerth wäre, kann die mangelhafte Kenntnis von der Absorption der gelösten animalischen Substanzen durch die Verdauungsorgane bezeichnet werden; wie die entstandene concentrirte Lösung veranlasst wird, durch die Drüsen oder die Epidermiszellen in das Innere des Blattes zurückzuwandern, und wie sie dort zur Ernährung weiter verwendet wird .... das sind

ebenso wichtige als interessante Fragen".

Es hat, seit Drude dies schrieb, nur einen geringen Fortschritt in der Lösung dieser Probleme gegeben. Die Frage, welche Organe eine wichtige Rolle bei der Stoffaufnahme durch die Blätter von Drosera spielen, blieb bis auf heute ungelöst. Eigentlich sind wir, was dieses Problem betrifft, noch nichts weiter als Darwin.

In der Literatur über diese Pflanzen begnügt man sich oft mit der blossen Mitteilung, dass ein bestimmter Stoff aufgenommen wird. So sagen z. B. Rees und Will (1875), dass Fibrinflocken durch die Blätter von D. rotundifolia verdaut und aufgenommen werden.

Ebenso teilt White (1911) mit, dass Peptonabsorption durch Blätter von D. Whittakeri statt findet.

Zwar finden wir in der Literatur auch positivere Tatsachen, welche durch eigens dazu angestellte Experimente, oder durch das Studium der bei Insektivorie auftretenden Erscheiningen bekannt geworden sind. Die mir bekannten besonders hierzu angestellten Versuche sind aber sehr oberflächlich und nur qualitativ.

Als Stoffaufnahmeorgane kommen mehrere Blatteile in Betracht. Zunächst könnten die Tentakel dazu dienen, weiter könnten die auf dem Blatte vorhandenen Papillen hierbei eine wichtige Rolle spielen und schliesslich könnte auch die Epidermis die Absorption herbeiführen. Die Epidermis hat, wie schon von Nitschke erwähnt wurde, keine Kutikula.

Es gibt nun eine Anzahl Phänomene, die darauf hinweisen, dass die Tentakel eine Rolle bei der Stoffaufname spielen. Namentlich die nach Insektenfang oder nach Verabfolgung bestimmter Stoffe in den Tentakelzellen auftretenden Veränderungen, deuten darauf hin. Ich meine hier zunächst die Aggregation und Granulation, zwei Erscheinungen, die oft mit einander verwechselt worden sind. Bei der Aggregation tritt eine schnellere und oft differenziertere Zirkulation des wandständigen Protoplasmas auf; die Vakuole zerteilt sich in viele kleine Vakuolen; das Volumen dieser Vakuolen wird kleiner, indem ein Teil der Flüssigkeit ausgestossen wird. Die Frage, ob infolgedessen das Protoplasma anschwillt, wie z. B. Schimper (1882) behauptet, oder ob die Flüssigkeit sich zwischen Vakuolenwand und Protoplasma ansammelt, wie u.a. H. de Vries (1886) glaubt, kann hier unentschieden bleiben. Die meisten Forscher sind der ersten Meinung zugetan. Die Erscheinung tritt ausschliesslich beim Drüsenköpfchen auf und ist also polär.

Bei der Granulation sieht man in der Vakuole zunächst einen feinkörnigen Niederschlag entstehen; die Körnchen vereinigen sich und bilden schliesslich eine Anzahl Kügelchen. Das Endergeb-

nis sieht dann der Aggregation sehr stark ähnlich. Granulation tritt nicht ausschliesslich unterm Drüsenköpfchen, sondern ebenso gut bei einer Schnittfläche auf.

Da diese Erscheinungen nur nebenbei zu meiner Untersuchung in Beziehung stehen, so will ich mich nicht weiter auf sie einlassen und mich damit begnügen, auf Publikationen von Ch. Darwin (1875), W. Pfeffer (1877), Schimper (1882), Gardiner (1886), De Vries (1886), Bokorny (1889), Goebel (1893), Åkkerman (1917), Janson (1920), Coeling (1929) und Kok (1932) hinzuweisen.

Für meine Untersuchung ist es wichtig zu wissen, in wie weit diese Prozesse im Zusammenhang mit der Stoffaufnahme stehen. Darwin hält die Aggregation für einen Beweis dafür, dass die Tentakeldrüsen Absorptionsvermögen besitzen, und denkt dabei an Aufnahme N-haltiger Stoffe.

Pfeffer ist derselben Meinung, fügt jedoch hinzu: „Freilich könnte die zur Erzielung der vollen Reaktion nötige Menge nur eine Minimale sein, wenn diese nur auslösend wirkte; d.h. den Anstoss zu der fraglichen Ausfällung gäbe, ohne in einem quantitativen Verhältniss zu dieser zu stehen." Pfeffer sieht also in der Aggregation und Granulation keinen Beweis für die Annahme, dass die Tentakel die eigentlichen Absorptionsorgane seien.

Die übrigen obengenannten Forscher sprechen meistens nicht von der Aufnahme, obgleich sich oft wohl zeigt, dass sie diese für feststehend halten.

So sagt Coelingh, dass neben dem von ihr untersuchten „Aggregationsstoff" noch ein anderer Stoff dazu nötig sei, Aggregation zu erregen. Und wenn Kok das Phänomen der Granulation benutzt um die Transportgeschwindigkeit von Kaffeïn im Parenchym der Tentakel zu bestimmen, so nimmt sie selbstverständlich von vornherein die Aufnahme dieses Stoffes an.

Wir sehen also, dass allgemein angenommen wird, dass die Aggregation und die Granulation eine Folge der Stoffaufnahme durch die Tentakel sind. Ob diese Aufnahme aber wichtig ist, in dem Sinne, dass erhebliche Stoffmengen via die Tentakel nach dem Blatte befördert werden, kann mit diesen übrigens interressanten Erscheinungen nicht entschieden werden.

Ein anderes Phänomen, das auf Absorption durch die Tentakel hinweisen könnte und das von den betreffenden Forschern damit verbunden wurde, ist das Auftreten von Veränderungen in den Kernen, namentlich der Drüsenzellen, aber weiter auch in viel geringerem Masse in den Zellen der Parenchymglocke, der Tracheiden und der Parenchymzellen im Stiele. Die Veränderungen in

den Kernen der Sekretionszellen bestehen darin, dass Ansammlungen von Chromatin im Liningerüst stattfinden, die dem Kern das Äussere eines sich in einem bestimmten Teilungsstadium befindenden Kernes geben. Der Kern wird kleiner ebenso wie der Nukleolus; die Kernwand wird beinahe oder ganz unsichtbar. Das Zytoplasma nimmt hierbei etwas ab. Die Veränderung der Kerne in den anderen Geweben besteht hauptsächlich darin, dass diese Kerne, die in ungereiztem Zustande eine Spulform haben, sich nach Ernährung abrunden.

Lily Huie (1897), die dieses Phänomen, so weit mir bekannt, zuerst beschrieb, verbindet es insoweit mit Absorption, dass sie sagt, nur Stoffe welche aufgenommen werden erregen es.

Rosenberg (1899), der die Untersuchungen von Huie wiederholte und erweiterte, ist dazu geneigt, diese Aktivität der Kerne der Sekretion und der Verdauung zuzuschreiben. Dennoch finden wir auch bei ihm Anzeichen dafür, dass er an Absorption denkt. Auf S. 95 seiner Publikation sagt er: „Eine offene Frage bleibt noch ob die Chromatinansammlung infolge der Bildung eines Ferments entsteht, oder als Ausdruck einer reichlichen Nährstoffzufuhr anzusehen ist.”.... und weiter: „Ich möchte also meine Ansicht dahinformulieren, dass in den Drüsenzellen Substanzen von aussen aufgenommen werden usw.”. Das Auftreten von Kügelchen, die sich mit Osmium schwarz färben und die Rosenberg für Nährstoffzwischenprodukte hält, bestärken diese Vermutung.

Diese Kügelchen, die Rosenberg nur nach Ernährung mit Käse und Mannit auftreten sah, wurden von Konopka und Ziegenspeck (1929) auch nach Ernährung mit Fleisch, Hühnereiweiss und Pollen konstatiert. Diese Forscher halten es ebenfalls für Zwischenprodukte des aufgenommenen Nährstoffes. Sie nahmen die Kügelchen nicht nur in den Drüsenzellen, sondern gleichfalls in den andern Tentakelgeweben, ja sogar im Blatte wahr.

Eine gewisse Bestätigung der Vermutung, dass Stoffe durch die Tentakel aufgenommen würden, gibt auch dieses Phänomen. Dass wir hier nicht an einen physischen Reiz denken müssen, der die Erscheinung erregt, geht wohl aus der Tatsache hervor, dass es Stoffe gibt (u.a. Nukleïn und Kork), die sie nicht erregen.

Nur die chemische Beschaffenheit der verabfolgten Stoffe spielt also offenbar eine Rolle.

Jedoch auch bei diesem Prozesse zeigt sich nicht, dass Aufnahme bedeutender Stoffmengen stattfindet, da auch in diesem

Falle geringe Stoffmengen eine auslösende Wirkung haben könnten.

Einen direkteren Beweis für die Stoffaufnahme durch die Tentakel findet man bei Schmid (1912). Mikrochemisch wies er nach, dass Blätter von Drosera wenig oder keinen Phosphor und wenig oder kein Kalium enthalten. Die Tatsache wurde ebenfalls von Ruschmann (1914) festgestellt. Nach Ernährung mit Fliegen aber konnte Phosphor deutlich im Blatte nachgewiesen werden. Von Kalium sagt dieser Forscher, dass es nach Insektenernährung in den Tentakeln vorhanden ist. Nach zwei Tagen liess sich nahezu kein Kalium in der Blattlamina nachweisen. Dies könnte also darauf hinweisen, dass Stoffaufnahme nur durch die Tentakel stattfindet. Leider sind diese Versuche nur qualitativ und liefern keinen Beweis für eine bedeutende Aufnahme durch die Tentakel. Von einer Aufnahme, die etwa durch andere Organe zustande gebracht würde, ist gar nicht die Rede.

So viel mir bekannt, ist hiermit die Literatur, insofern sie sich auf die Stoffaufnahme durch die Tentakel bezieht, erschöpft.

Weiter finden wir nur Äusserungen und Vermutungen, die unbewiesen bleiben. So sprechen Goebel (1893), Fenner (1904) und Ruschmann (1914) über Aufnahme durch Tentakel. Ebenfalls nimmt Haberlandt (1896) Aufnahme der verdauten Stoffe durch Tentakel an.

Es ergibt sich, dass wenig Positives hinsichtlich der Frage, welche Rolle die Tentakel bei der Stoffaufnahme spielen, festgestellt worden ist.

Wohl lässt sich annehmen, dass diese Organe etwas aufnehmen, aber es ist nichts davon bekannt, wie gross die Bedeutung der Absorption ist. Es wäre ganz gut denkbar, dass die Bedeutung gering sei, die ausserordentlich komplizierte Funktion, die das Tentakel dadurch bekommt, in Erwägung genommen. Denn nicht nur der Insektenfang und die damit zusammengehenden Bewegungen müssen ausgeführt werden, sondern auch die Sekretion findet statt, was eine ziemlich grosse Wasserausscheidung vermuten lässt, während für die Verdauung zugleicherzeit das proteolytische Enzym mit einer Säure ausgeschieden wird. Wenn da auch noch die Aufnahme hinzukommt, so wird die Funktion der Tentakel ja wohl sehr kompliziert.

Vielleicht waren es ähnliche Erwägungen, die die Aufmerksamkeit einiger Forscher auf die Papillen, welche sowohl auf der oberen als auf der unteren Seite des Blattes als auch auf den Tentakeln vorkommen, gelenkt haben. Für eine Bescheibung dieser Organe will ich auf Nitsche (1861), Ch. Darwin (1875) (Siehe S. 8), Rosenberg (1899) und Fenner (1904) verweisen.

Mehrere Anzeichen findet man in der Literatur, die darauf hinweisen, dass diese Papillen eine wichtige Rolle bei der Stoffaufnahme spielen. Ch. Darwin sagt, dass deren Inhalt sich mit Goldchlorid und Silbernitrat schnell schwarz färbt und dass diese Erscheinung sich in dem darunter gelegenen Gewebe fortpflanzt. Rosenberg nahm wahr, dass die Papillen sich, in Methylenblau getränkt, sehr schnell blau färbten, während die Drüsenzellen diese Farbe erst später annahmen.

Eine andere Erscheinung, die auf Stoffaufnahme hinweist, ist die Tatsache, dass hier, ebenso wie in den Tentakeln bei Verabfolgung von diversen Stoffen Aggregation und Granulation auftreten.

Darwin schreibt, dass Blätter, die während 10 Stunden in einer schwachen Fleischextraktlösung gelegen hatten, dieses Phänomen deutlich zeigten, während eine Lösung von Ammoniumkarbonat schon nach 15 Minuten dieselbe Wirkung hatte. Auch Fenner hat dies wahrgenommen. Coelingh teilt mit, dass auch in der Nähe der Tentakelpapillen Aggregation entstehe und Kok sagt dasselbe im Zusammenhang mit der Granulation; letztere zwei geben Abbildungen.

Nicht nur Aggregation und Granulation treten auf, sondern es treten auch hier gleichfalls Veränderungen im Kerne auf, die denjenigen, die im Kerne der Sekretionszellen der Tentakel auftreten, so ziemlich gleich sind. Nur Rosenberg erwähnt dieser Tatsache und er verbindet dies mit der Nährstoffaufnahme.

Weshalb er diesen Prozess hier mit Stoffaufnahme verbindet, während er es in den Drüsenzellen lieber als die Folge von Enzymsekretion und Verdauung betrachten will, ist nicht recht klar, wahrscheinlich aber, weil bei den Papillen, sofern bekannt, keine Sekretion statt findet. Ausserdem sah Rosenberg bei Fütterung mit Fleisch nach 19 Stunden zwischen dem verabfolgten Fleischstückchen und dem Blatte eine strukturlose, körnige Masse, die er für den verdauten Teil des Fleisches hält. Diese Substanz dehnt sich an den Tentakeln entlang über einen Teil des Blattes aus und kommt dadurch mit einer grossen Anzahl Papillen in Berührung, die dann ihre Absorption besorgen sollten. Nur die Papillen, die mit dem gelösten Fleisch in Berührung kommen, zeigen die Veränderungen im Kerne.

Auch für die Stoffaufnahme durch die Papillen sind also eine Anzahl Anzeichen vorhanden. Die Versuche Darwins mit Goldchlorid und Silbernitrat, diejenigen Rosenbergs mit Methylenblau, das Auftreten von Aggregation bezw. Granulation nach Verabfolgung mehrerer Stoffe und die Veränderungen in den Zell-

kernen sprechen für diese Annahme. Auch hier fehlt aber ebenso wie bei den Tentakeln jede quantitative Angabe über die Rolle, welche von diesen Organen gespielt wird.

Schliesslich könnten auch die Epidermiszellen die Absorption bewirken. In der Literatur findet man hierüber nur wenige Angaben.

Die Möglichkeit einer Aufnahme durch die Epidermiszellen fand ich nur bei D r u d e ausgesprochen (siehe Zitat am Anfang dieses Abschnittes) und bei M o r r e n (1876), die neben den Papillen die Stomata als mögliche Aufnahmeorgane nennt, was nicht sehr wahrscheinlich aussieht.

In der hiernach zu beschreibenden Untersuchung habe ich versucht, etwas Näheres über die Funktion der Tentakel in Erfahrung zu bringen und, um dies nur gleich eben vorwegzunehmen, den Einfluss verschiedener Faktore auf die Aufnahme durch die Tentakel zu bestimmen.

## § 2. Eigene Untersuchungen.

### a. *Material und Methode.*

In Versuchen, die angestellt wurden um zu bestimmen, welche Organe bei der Aufnahme N-haltiger Stoffe eine Rolle spielen, wurden immer ausgewachsene Blätter von Drosera capensis verwendet. Diese Blätter sind ziemlich gross (Länge bis ± 5 cm.) haben weiter eine grosse Anzahl Tentakel und eignen sich dadurch ganz gut zu diesen Versuchen.

Die Pflanzen, deren Blätter verwendet worden sind, wurden auf Torfmull gezogen, das gesiebt, aber nicht wie bei den Kulturversuchen ausgespült worden war, da das für diese Versuche keinen Zweck gehabt hätte. Denn es handelt sich hier nur um die Zunahme des N-gehalts nach Hinzufügung bestimmter N-haltiger Stoffe, die gefunden wird, indem wir den N-Gehalt der Blätter vor und nach dem Versuche bestimmen.

Ob die hierzu verwendeten Pflanzen Nährsalze aufgenommen haben, tut nichts zur Sache. Ebenso wie bei den Kulturversuchen wurden die Pflanzen aber wohl gegen Insekten geschützt, da Insektenfang zur Folge haben könnte, dass das eine Blatt in einem bestimmten Augenblick mehr N enthielt als das andere, und dies bei der angewendeten Methode ganz gewiss Einfluss haben könnte.

Die Pflanzen wuchsen übrigens im selben Warmhaus und unter den selben Verhältnissen als die, welche zu den Kulturversuchen verwendet wurden.

Um zu bestimmen wie gross die Stickstoffaufnahme bei Verab-

folgung N-haltiger Stoffe sei, war es nötig den N-Gehalt vor und nach dem Versuche zu bestimmen.

Zur Bestimmung des Stickstoffgehalts wurde die Mikro-Kjeldahlmethode angewandt, wie sie u.a. von Pregl (1923) beschrieben wird, und welche bei Untersuchungen über N-Stoffwechsel oft angewandt wird u.a. von Mothes (1926) und Schumacher (1929). Die Blätter wurden gewogen und in einen Kjeldahlkolben getan. Die Stoffmenge betrug meistens von 100-150 mg. Es wurde nun etwa 2,5 $cm^3$. starke Schwefelsäure hinzugetan mit einem Bischen Kupfersulfat und Kaliumsulfat um die Destruktion zu beschleunigen. Danach wurde das Kjeldahlkölbchen mit Inhalt über einer kleinen Flamme, später über einer stärkeren, erwärmt. Die Flüssigkeit nimmt dabei allmählich eine hellgrüne Farbe an und ist dann vollkommen klar und durchsichtig. In diesem Stadium wurde noch einige Zeit erwärmt. Bei Abkühlung schwindet nun auch die grüne Farbe. Die Destruktion dauerte meistens 3—4 Stunden.

Nach Abkühlung wurde noch etwa 10 $cm^3$ Wasser hinzugefügt, wonach alles in einen Destillierapparat hinübergebracht wurde. Als solches wurde ein Micro-Kjeldahl-Apparat nach Parnas-Wagner benutzt. Die Teile des Apparates waren aus Jena-glas angefertigt, der Kühler aus Quarz.

Um das Ammoniak frei zu machen, wurde eine Menge 30% Natronlauge hinzugefügt, wonach in Salzsäure hinüberdestilliert wurde. Als Titrierflüssigkeiten wurden 1/70 N. Salzsäure und 1/70 N. Natronlauge gebraucht. Zum Indikator wurde Methylrot verwendet, das, wenn die Flüssigkeit eine genügend niedrige Temperatur hat, einen genügend scharfen Farbenumschlag hat.

Beim Titrieren wurden Mikrobüretten benutzt, auf denen sich bis auf 0.02 $cm^3$ genau ablesen lässt. Da 1/70 N. Natronlauge mit 14 x 1/70 mg N übereinstimmt, konnte auf 0.02 x 1/70 x 14 = 0.004 mg genau abgelesen werden. Das N wurde auf 0.001 genau berechnet. Danach wurde es auf o/oo des Frischgewichtes umgerechnet.

Üb r die Verwendbarkeit des Frischgewichtes als Vergleichskonstante sind die Meinungen in der Literatur sehr verschieden. Die Methode wird u.a. von Mothes, Chibnall und Schumacher angewandt. Eine ausführliche Kritik darauf findet man bei Cornelia Gouwentak (1929), die zu dem Schluss gelangt, dass die Methode nicht ganz exakt ist, und glaubt, dass die Blattoberflächenmethode besser sei. Ihr grösstes Bedenken gegen die Frischgewichtmethode ist dies, dass das Frischgewicht morgens und abends ziemlich verschieden ist.

Beim von mir untersuchten Objekt aber kann unmöglich die Blattoberflächenmethode angewandt werden. Erstens sind die Blätter zu klein dazu, wodurch bei der Bestimmung der Blattoberfläche gewiss grosse Fehler gemacht wurden. Eine zweite Schwierigkeit geben die Tentakel, die eine genaue Oberflächenbestimmung unmöglich machen. Ausserdem glaube ich, dass das von Gouwentak angeführte Bedenken für meine Versuche nicht gilt. Erstens wurde der N-Gehalt meistens von Blättern bestimmt, die ungefähr zur selben Tageszeit geerntet worden waren, nl. zwischen 9 und 10 Uhr morgens. Weiter wurden die meisten Versuche mit Blättern angestellt, die abgeschnitten in feuchte Schachteln gelegt worden waren. Die Wiegungen bevor die Blätter in die Schachteln getan wurden und die hernach, also wenn die Analyse stattfinden sollte, zeigten, dass das Frischgewicht sich nur wenig oder gar nicht geändert hatte, sodass auch von Wasserverlust wohl gar nicht die Rede gewesen sein wird.

Um die N-Menge bestimmen zu können, welche aufgenommen wurde, musste der N-Gehalt vor und nach der Verabfolgung eines N-haltigen Stoffes festgestellt werden. Dies konnte unmöglich am selben Blatte geschehen. Es mussten also verschiedene Blätter gebraucht werden und dabei musste die Variabilität, die es im N-Gehalt geben könnte, ausgeschaltet werden.

Dass es wirklich eine gewisse Variabilität gab, zeigte sich bald bei Analysen alter und junger Blätter. Tabelle V gibt davon einen Eindruck.

TABELLE V. N-Gehalt alter und junger Blätter von Drosera capensis.

| Material | Total-N in ‰ des Frischgewichts |
|---|---|
| Laminae alter Blätter ........ | 1.97 |
| „ „ „ ........ | 2.05 |
| Laminae junger Blätter ........ | 2.36 |
| „ „ „ ........ | 2.23 |

Aus dieser Tabelle ergibt sich, dass junge Blätter einen bedeutend höheren N-Gehalt haben als alte Blätter. Um diese Variabilität auszuschalten wurde folgendermassen verfahren. Auf eine Anzahl der bei den Nährungsversuchen besprochenen Schüsseln wurden je 6 Pflanzen ausgesetzt. Von diesen Pflanzen wurden die Blätter numeriert.

Das jüngste ausgewachsene Blatt bekam N. 1, das zweite N. 2,

das dritte N. 3 usw. Diese Numerierung ging bis N. 6. Wenn nun eine Versuchsreihe angeordnet werden musste, deren N-Gehalt mit einander verglichen werden sollte, so wurde die erste Blattreihe von Blatt 1 der ersten Pflanze, Blatt 2 der zweiten Pflanze usw. gebildet. Die zweite Reihe wurde von Blatt 1 der zweiten Pflanze, Blatt 2 der dritten Pflanze usw. gebildet bis Blatt 6 der ersten Pflanze. Dieses Verfahren hatte zur Folge, dass die Blätter bei jeder Reihe nahezu gleich alt waren. Wenn es eine gewisse Variabilität unter den Pflanzen gäbe, so wäre auch diese ausgeschaltet worden, da jede Reihe ein Blatt von jeder Pflanze hatte. Dass tatsächlich die Variabilität in dieser Weise fast völlig ausgeschaltet worden war, lässt sich aus Tabelle VI ersehen, die die Variabilität von 6 Reihen von 6 in der beschriebenen Weise erhaltenen Blättern wiedergibt.

TABELLE VI. Variabilität im N-Gehalt der Blätter.

| Material | Gesamt-N-Gehalt in $^0/_{00}$ des Frischgewichtes |
|---|---|
| 6 Blattlaminae | 2.67 |
| " | 2.60 |
| " | 2.60 |
| " | 2.62 |
| " | 2.63 |
| " | 2.63 |

Es mag hier mal hingewiesen werden auf den niedrigen N-Gehalt der Blätter von Drosera capensis verglichen z.B. mit dem von G o u w e n t a k (1929) untersuchten Helianthus (± $7^0/_{00}$) und der von M o t h e s (1926) untersuchten Vicia ($6^0/_{00}$). Die obengefundenen Werte sind noch sehr hoch. Der N-Gehalt variiert ziemlich stark mit den Jahreszeiten.

b. *Die Aufnahme durch die Tentakel und andere Teile des Blattes.*

Um feststellen zu können, ob die Tentakel Stoffe aufnehmen oder ob auch andere Organe dabei eine Rolle spielen, wurde eine Anzahl nach der obenbeschriebenen Methode erhaltene Blätter abgeschnitten. Danach wurden sie mit der Rückseite auf ein Objektglas gelegt und mit zwei Plastizinstückchen angeheftet. Dann wurde ein Gemisch von Agar und Asparagin (2 % Agar mit 1.5 % Asparagin) auf die Randtentakel gespritzt, als es noch eben warm

genug war um mit einer feinen Spritze gespritzt werden zu können (Fig. 2).

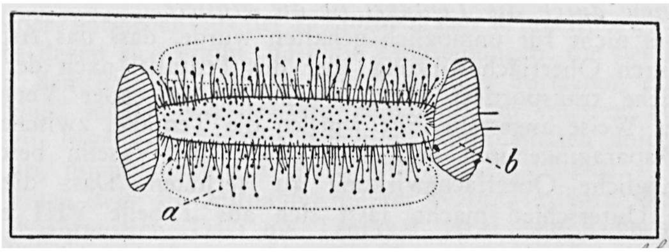



Fig. 2.
Versuchsanordnung zu Untersuchungen über die Aufnahme durch die Tentakel.
*a.* Agar-Asparagingemisch.
*b.* Plastizin.

In dieser Weise ist es möglich ± 80 Rand- und etwas mehr nach oben liegende Tentakel in das Gemisch zu bringen.

Hierbei kann also nur eine Aufnahme durch die Tentakel stattfinden. Um festzustellen, ob auch eine Aufnahme in anderer Weise möglich sei, wurde das Agar-Asparagingemisch bei einer zweiten Blätterreihe auf die Rückseite der Blätter gespritzt, wo es keine Tentakel, wohl aber Papillen gibt. Eine dritte Blätterreihe blieb unbehandelt und diente zur Kontrolle.

Die Blätter wurden danach in Glasgefässe von etwa 500 $cm^3$. Inhalt getan. Auf deren Boden war feuchtes Filtrierpapier angebracht worden um das Austrocknen der Blätter zu verhüten. Darauf lagen Glasstangen, auf die die Objektgläser mit den Blättern gelegt wurden. Die Gefässe wurden dann in ein Dunkelzimmer bei einer Temperatur von 25° C. gestellt. In dieser Umgebung blieben sie 24 Stunden, wonach der N-Gehalt bestimmt wurde.

Tabelle VII zeigt die Ergebnisse.

TABELLE VII. N-Aufnahme durch Tentakel und Rückseite des Blattes bei 25° C. im Dunkeln.

| Behandlung der Blätter | N in ‰ des Frischgewichts | Zunahme in 24 Stunden |
|---|---|---|
| Nichtbehandelt | 2.07 | — |
| 2% Agar + 1.5% Asparagin auf den Randtentakeln | 3.54 | 1.47 |
| 2% Agar + 1.5% Asparagin auf der Rückseite des Blattes | 3.31 | 1.24 |

*Es ergibt sich also, dass sowohl durch die Tentakel als durch die Rückseite des Blattes Asparagin aufgenommen worden ist. Die Aufnahme durch die Tentakel ist die grössere.*

Da es nicht für unmöglich gehalten wurde, dass das Asparagin sich durch Oberflächewirkung über die Tentakel nach der Blattoberfläche transportiert hätte, wurde ein folgender Versuch in gleicher Weise angestellt, nur wurden die Tentakel zwischen dem Agar-Asparagingemisch und dem Blatte mit Vaselin beschmiert um mögliche Oberflächewirkung zu verhüten. Dass dies aber keinen Unterschied macht, lässt sich aus Tabelle VIII ersehen.

TABELLE VIII. N-Aufnahme durch Tentakel und Rückseite des Blattes bei 25° C. im Dunkeln. Tentakelstiele mit Vaselin beschmiert.

| Behandlung der Blätter | N in ‰ | Zunahme |
|---|---|---|
| Unbehandelt ........................ | 2.01 | |
| 2% Agar + 1.5% Asparagin auf den Randtentakeln ..................... | 3.53 | 1.52 |
| 2% Agar + 1.5% Asparagin auf der Rückseite des Blattes ............... | 3.38 | 1.37 |

Die Zunahme hat sich also nicht verringert, obgleich hier von einem Transport über die Tentakel nicht die Rede gewesen sein kann. Insoweit sich diese Versuche auf die Tentakel beziehen, lässt sich denn auch annehmen, dass der Transport wirklich durch die Tentakel stattgefunden hat.

Die Tatsache, dass die Tentakel jedesmal etwas mehr aufnehmen als die Rückseite des Blattes, könnte darin seinen Grund haben, dass die Oberfläche der Drüsenköpfchen zusammen grösser sei als die Oberfläche der mit dem Agar-Asparagin bedeckten Rückseite des Blattes. Es wurde deshalb festgestellt, wie gross die aufnehmende Oberfläche in beiden Fällen sei.

Es kamen von jedem Blatte etwa 80 Drüsenköpfchen in das Agar-Asparagingemisch. Jedes Drüsenköpfchen hat eine Oberfläche von 0.1 $mm^2$. 80 Köpfchen also 8 $mm^2$. Der bedeckte Teil der Blattrückseite hatte, mit einem Planimeter gemessen, eine Oberfläche von etwa 45 $mm^2$. Es zeigt sich, dass die Tentakel je Oberflächeeinheit ungefähr 6 mal so viel Asparagin aufgenommen haben als die Blattrückseite.

Dafür kann es zwei Gründe geben. Es könnte sein, dass die Drüsenköpfchen sich weit besser zur Stoffaufname eigneten als

die Blattepidermis. Es könnte aber auch sein, dass die Blattrückseite nur an bestimmten Stellen die Stoffe zu absorbieren vermöchte und dass hier nur die Papillen die Aufnahme bewirkten. Infolge der Tatsachen aus der Literatur (Darwin, Rosenberg u.a.) aus denen sich ergibt, dass die Erscheinungen, die bei Ernährung in den Papillen und in den Tentakeln auftreten, einander gleich sind, scheint mir letztere Annahme am meisten auf der Hand zu liegen. Technische Schwierigkeiten hielten mich aber davon ab, mich weiter auf dieses Problem einzulassen.

Die Frage, wie die Aufnahme in der Natur verläuft, lässt sich schwer beantworten. Dass die Tentakel dabei eine Rolle spielen, scheint mir wohl sicher zu sein. Die Tatsache, dass Rosenberg bei Ernährung mit Fleisch zwischen den Tentakeln eine strukturlose Masse wahrgenommen hat, könnte darauf hinweisen, dass ein Teil des verdauten Nährstoffes auf die Blattepidermis anlangt und dort absorbiert wird. Ich halte es nicht für unwahrscheinlich, dass auch in der Natur sowohl die Tentakel als die Blattoberfläche — und hier dann vielleicht besonders die Papillen der oberen Seite des Blattes — eine Rolle spielen.

c. *Der Einfluss verschiedener Faktoren auf die Aufnahme durch die Tentakel.*

Quantitative Versuche über die Aufnahme der Tentakel von Drosera sind, soweit mir bekannt, nie angestellt worden. Wohl findet man hier und dort in der Literatur Anzeichen dafür, dass die Aufnahme sehr bald nach Verabfolgung bestimmter Stoffe vor sich gehen kann. Die Anzeichen sind wieder basiert auf Wahrnehmungen über das Auftreten von Aggregation, Granulation und Kernstrukturveränderung in den Drüsenköpfchen.

So teilt Darwin von einer Anzahl Stoffen die Zeit mit, die zwischen deren Verabfolgung und dem Auftreten der Aggregation verläuft. Diese Werte weichen für verschiedene Stoffe ziemlich weit von einander ab und auch beim selben Stoffe kommen noch ziemlich grosse Unterschiede vor.

Von Ammoniumkarbonat 1 auf 146 wird mitgeteilt, dass sich schon nach einer Minute Aggregation (Granulation) wahrnehmen liess, während z.B. Fleischextrakt dazu mindestens 1 Stunde und 20 Minuten braucht. Die Zeiten letztgenannten Stoffes weichen von 1 Stunde 20 Minuten bis 5 Stunden von einander ab.

Weiter weist Darwin auf den Einfluss der Konzentration des verabfolgten Stoffes und auf die Geschwindigkeit, mit der Aggregation auftritt, hin. So schreibt er von Ammoniumnitrat, dass sich bei einer Konzentration von 1 auf 146 nach 1 Stunde

22 Minuten Spuren von Aggregation wahrnehmen liessen, während dies bei einer Konzentration von 1 auf 5250 24 Stunden dauerte.

Auf eine sehr schnelle Stoffaufnahme könnten auch die Versuche von Huie und Rosenberg hinweisen.

Namentlich die des ersteren. Dieser sagt, dass bei Verabfolgung von Hühnereiweiss und Pepton schon nach 5 Sekunden bedeutende Änderungen im Protoplasma und im Kerne der Drüsenzellen auftreten können.

Die Frage aber, ob hierbei bedeutende Mengen aufgenommen werden, wird mit solchen Wahrnehmungen nicht beantwortet. Die selben Bedenken, die ich in dieser Hinsicht gegen solche Versuche bei der Literaturbesprechung vorgebracht habe, gelten auch hier.

Als sich bei den obenbesprochenen Versuchen herausgestellt hatte, dass die Tentakel bei der Stoffaufnahme eine wichtige Rolle spielen, habe ich versucht etwas Näheres über diese Aufnahme in Erfahrung zu bringen.

Der Reihe nach möchte ich hier besprechen:

1. Den Einfluss der Temperatur.
2. Den Einfluss der Konzentration des verabfolgten Stoffes.
3. Den Verlauf des Prozesses in der Zeit.
4. Den Einfluss der Natur des verabfolgten Stoffes.
5. Den Einfluss des Drüsenköpfchens.
6. Den Einfluss von Narkose.

Im voraus sei bemerkt, dass die Untersuchungen durch die Vielheit der Probleme nicht viel mehr als orientierend sein konnten, ohne dass überall eine Erklärung gegeben werden kann.

1. *Der Einfluss der Temperatur auf den Aufnahmeprozess.*

Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Lebensprozesse der Insektivoren ist wenig bekannt. Eine schnellere Tentakelreaktion bei höherer Temperatur wird uns von Ch. Darwin und Carl Correns (1896) mitgeteilt, eine Tatsache, die mit einer schnelleren Aufnahme der verabfolgten Stoffe im Zusammenhang stehen könnte. Weiter konstatiert Alfred Giessler (1928), dass bei höherer Temperatur die Stärke nach Verabfolgung verschiedener Salze schneller aus dem Blatte schwindet als bei niedriger gelegenen Temperaturen. Auch dies könnte vielleicht auf einen schnelleren Zufuhr der verabfolgten Stoffe hinweisen, obgleich wahrscheinlich andere Prozesse (die Enzymwirkung, die Atmung u.a.) eine bedeutende Rolle spielen werden.

Schliesslich wurde die Transportgeschwindigkeit von Kaffeïn durch Tentakel von Drosera bei verschiedenen Temperaturen be-

stimmt von Ali Kok (1933). Es stellte sich heraus, dass die Transportgeschwindigkeit mit der Temperatur zunimmt. Dies weist ebenfalls auf eine erhöhte Aufnahme bei höherer Temperatur hin. Sonstige Einflüsse der Temperatur sind, soweit mir bekannt, nicht untersucht worden.

Um den Einfluss der Temperatur auf die Aufnahme durch die Tentakel von Drosera capensis zu bestimmen, habe ich folgendermassen verfahren: Die Blätter wurden, wie dies im vorigen § besprochen worden ist, in Glasgefässe getan, nachdem die Tentakel mit 2% Agar und 1.5% Asparagin behandelt waren. Hierbei wurden 5 Reihen von 5 Blättern genommen. Das erste Gefäss wurde in einen Eiskasten gestellt, der auf 5° C. gehalten wurde, das zweite wurde in ein Zimmer bei 16° C. gebracht, das dritte in ein Zimmer bei 25° C. und das vierte in einen Thermostat bei 35° C. Die fünfte Reihe diente zur Kontrolle und stand während des Versuches bei 16° C. Die Asparaginaufnahme fand hier also bei Temperaturen von 5°, 16°, 25° und 35° C. im Dunkeln statt.

Nach 24 Stunden wurde der N-Gehalt der verschiedenen Reihen bestimmt. In Tabelle IX wird von zwei Versuchen die Zunahme des N-Gehalts in ‰ wiedergegeben.

TABELLE IX. Aufnahme in 24 Stunden im Dunkeln bei verschiedenen Temperaturen.

| Behandlung der Blätter | Temperatur | Zunahme des N-Gehaltes in ‰ des Frischgewichts | |
|---|---|---|---|
| 2% Agar + 1.5% Asparagin auf den Randtentakeln | 5° C. | 0.36 | 0.39 |
| | 16° C. | 0.74 | 0.80 |
| | 25° C. | 1.47 | 1.44 |
| | 35° C. | 2.03 | 2.13 |

Wie zu erwarten war, nimmt die Aufnahme mit der Temperatur zu. Es ergibt sich bei näherer Betrachtung der Tabelle, dass die Aufname in 24 Stunden bei 16° C. etwa zweimal grösser ist als bei 5° C, während bei 25° C. wieder ungefähr zweimal so viel aufgenommen wird als bei 16° (beim zweiten Versuche etwas weniger). Bei 35° C. ist die Zunahme wieder höher, obgleich nicht zweimal so hoch als bei 25° C, sondern 1.38 bezw. 1.48 mal so hoch.

Aus den Versuchen ergibt sich also wohl, *dass die Temperatur einen bedeutenden Einfluss auf die Aufnahme hat.* Ob hierbei an eine Transportbeschleunigung oder an eine Zunahme der Aufnahme durch die Drüsenköpfchen oder an beide Prozesse zu

denken ist, soll dahingestellt bleiben. Für eine eingehendere Analyse verweise ich auf d und e dieses Abschnittes.

2. *Einfluss der Konzentration des verabfolgten Stoffes auf die Aufnahme.*

Wie schon eher bemerkt wurde, sah Ch. Darwin, dass die Geschwindigkeit, mit der Aggregation in den Tentakeln auftritt, sehr stark von der Konzentration abhängig sei, in der ein Stoff verabfolgt wird.

Auch Å. Åkerman (1917) konstatierte, dass 0.5% Asparagin nach 15 Stunden eine schwache Aggregation erregt, während mit 0.1% und 0.01% diese Wirkung erst nach 24 Stunden eintritt. Dies weist darauf hin, dass ein Stoff bei höherer Konzentration in grösseren Mengen aufgenommen wird als bei geringerer Konzentration.

Um die Aufnahme bei verschiedenen Konzentrationen zu bestimmen, wählte ich 6 Reihen von 6 Blättern. Eine dieser Reihen blieb unbehandelt und diente zur Kontrolle. Auf die Randtentakel der übrigen 5 Reihen wurde 2% Agar appliziert, das bei jeder Reihe eine andere Asparaginkonzentration enthielt. Dieser Stoff wurde in dieser Weise in Konzentrationen von 1.5, 0.75, 0.375, 0.1875 und 0.09375% verabfolgt. Die Behälter mit den auf diese Weise behandelten Blättern wurden danach in einem Dunkelzimmer bei 25° C. aufgestellt. Nach 40 Stunden wurde der N-Gehalt bestimmt. Tabelle X gibt einen Eindruck von der Zunahme.

TABELLE X. Aufnahme bei verschiedenen Konzentrationen im Dunkeln. 40 Stunden bei 25° C.

| Behandlung der Tentakel | N in ‰ des Frischgewichts | Zunahme des N-Gehalts in ‰ des Frischgewichts |
|---|---|---|
| Nichtbehandelt ...................... | 1.50 | — |
| 2% Agar + 0.09375% Asparagin .... | 2.14 | 0.64 |
| 2 „ „ + 0.1875 „ „ | 2.56 | 1.06 |
| 2 „ „ + 0.375 „ „ | 2.66 | 1.16 |
| 2 „ „ + 0.75 „ „ | 2.72 | 1.22 |
| 2 „ „ + 1.50 „ „ | 2.82 | 1.32 |

*Es stellt sich heraus, dass die Asparaginaufnahme bei höherer Konzention grösser ist, jedoch nicht proportional der Konzentration.*

Bei einer Konzentration von 0.375% wird etwa 1.6 mal so

viel aufgenommen als bei 0.09375%. Bei höheren Konzentrationen als 0.375% wird die N-Zunahme nur wenig grösser und bei der Konzentration von 1.5% ist die Zunahme nur reichlich 2 mal so hoch als bei 0.09375%, obgleich die zur Verfügung stehende Menge N in ersterem Falle 16 mal so gross ist als in letzterem Falle. Es soll nicht für ausgeschlossen gehalten werden, dass die Verhältnisse etwas schlagender gewesen wären, wenn die Dauer des Versuches etwas kürzer gewesen wäre. Die Zahlen des folgenden § erregen nl. stark die Vermutung, dass wir uns bei den höheren Konzentrationen schon nach 12 Stunden einem gewissen Grenzwert nähern, nach dem die Aufnahme abnimmt, während diese bei geringeren Konzentrationen noch weiter zunimmt.

3. *Der Verlauf der Aufnahme in der Zeit.*

Der Zweck dieser Versuche war, den Verlauf der Aufnahme in der Zeit näher zu analysieren. Als aufzunehmender Stoff wurde wieder 1.5% Asparagin vermischt mit 2% Agar gewählt. Die Versuchsanordnung war der obenbesprochenen wieder völlig gleich. Für die Versuche wurden jedesmal 5 Reihen von 5 Blättern gewählt. Eine Reihe wurde nicht behandelt und diente zur Kontrolle. Von den übrigen 4 Reihen wurden die Randtentakel mit dem Agar-Asparagingemisch bespritzt. Die Versuche wurden wieder in einem Dunkelzimmer bei 25° C. angeordnet. Mit Intervallen von 6 Stunden wurde jedesmal der N-Gehalt einer Blattreihe bestimmt.

Tabelle XI gibt die Resultate eines solchen Versuches wieder.

TABELLE XI. Aufnahme durch die Tentakel bei 25° C. im Dunkeln bei abgeschnittenen Blättern.

| Behandlung der Blätter | Zeit | N in $^0/_{00}$ | Total-zunahme | Zunahme in aufeinanderfolgenden Intervallen |
|---|---|---|---|---|
| Unbehandelt | | 1.85 | | |
| 2% Agar + 1.5% Asparagin auf den Randtentakeln | 6 Stunden | 2.08 | 0.23 | 0.23 |
| | 12 „ | 2.78 | 0.93 | 0.70 |
| | 18 „ | 2.84 | 0.99 | 0.06 |
| | 24 „ | 2.97 | 1.12 | 0.13 |

Sofort fällt es in die Augen, dass die Zunahme in den aufeinanderfolgenden Zeitintervallen nicht dieselbe ist. Während der ersten 6 Stunden wird verhältnismässig wenig aufgenommen. Die

weitaus grösste Menge wird in den darauffolgenden 6 Stunden aufgenommen. Danach ist die Aufnahme wieder viel geringer. Die geringe Zunahme wärend der ersten 6 Stunden lässt sich schwer erklären. Anfangs wurde an eine von den Blättern bei der Versuchsanordnung erfahrene Änderung der äusseren Umstände gedacht. Die Pflanzen wuchsen in einem Treibhaus mit wechselnder Temperatur. Die Versuche wurden bei Zimmertemperatur (± 17° C.) angeordnet und danach in einem Dunkelzimmer von 25° C. gebracht. Es schien nicht unmöglich, dass eine Anpassung an den stark veränderten Umständen stattfinden müsse, bevor die Aufnahme normal sei. Darum wurden die Pflanzen 2 Tage vor dem Anfang des Experimentes in ein Dunkelzimmer gebracht um sich an den dort herrschenden Umständen anzupassen und danach geschah dort auch die ganze Anordnung. In Tabelle XII werden die Ergebnisse von 4 Versuchen mitgeteilt. Zur Vergleichung sind unter I nochmals die Zahlen der Tabelle XI angebracht. Unter II und III wird die Aufnahme von Blättern mitgeteilt, die von Pflanzen herstammen, welche schon zwei Tage vor der Versuchsanordnung im Dunkelzimmer gewesen waren. Unter IV noch eine solche Reihe, deren Tentakel aber vor der N-Bestimmung entfernt worden waren, um festzustellen, ob etwa Asparagin an den Tentakeln haften blieb.

TABELLE XII. Aufnahme durch die Tentakel bei 25° C. im Dunkeln bei abgeschnittenen Blättern.

| Behandlung der Blätter | Zeit | N-Zunahme in ‰ des Frischgew. jede 6 Stunden | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Ergebnisse der Tabelle XI | Pflanzen vor dem Versuche 2 Tage im Dunkelzimmer bei 25° C. | | Wie hierneben; die Tentakel sind vor der Analyse entfernt worden |
| | | I | II | III | IV |
| 2% Agar + 1.5% Asparagin auf den Randtentakeln | 1—6 Stunden | 0.23 | 0.25 | 0.24 | 0.13 |
| | 7—12 „ | 0.70 | 0.64 | 0.76 | 0.83 |
| | 13—18 „ | 0.06 | 0.15 | 0.13 | 0.12 |
| | 19—24 „ | 0.13 | 0.11 | 0.11 | 0.03 |

Wenn wir IV mal einen Augenblick betrachten, so lässt sich feststellen, dass sicher kein oder jedenfalls sehr wenig Asparagin auf der Aussenseite der Tentakel vorhanden gewesen ist. Die Aufnahme unter IV während der ersten 6 Stunden wird wohl

grossenteils deshalb so gering sein, weil mit den Tentakeln das darin aufgenommene Asparagin entfernt wurde.

Bei Vergleichung der zweiten und der dritten Reihe mit der ersten, stellt sich heraus, dass es nur einen geringen Unterschied zwischen diesen Reihen gibt. Die geringe Aufnahme während der ersten 6 Stunden lässt sich also nicht auf die bei der Anordnung des ersten Versuches eintretenden Änderungen in den Umständen zurückführen. Augenfällig ist hier die schöne Übereinstimmung zwischen den Zahlen all dieser Versuche, die auf eine grosse Uniformität im hier vorsichgehenden Prozesse deutet. Die geringe Aufnahme während der ersten 6 Stunden ergibt sich deutlich aus allen Versuchen. Um diese Erscheinung noch etwas genauer zu analysieren wurden ähnliche Versuche mit Intervallen von 3 Stunden angestellt. Die Ergebnisse von 2 dieser Versuche werden in Tabelle XIII mitgeteilt.

TABELLE XIII. N-Aufnahme durch die Tentakel bei 25° C. im Dunkeln in 12 Stunden.

| Behandlung der Blätter | Zeit | N-Zunahme in $^0/_{00}$ des Frischgewichts jede 3 Stunden | |
|---|---|---|---|
| 2% Agar + 1.5% Asparagin auf den Randtentakeln | 0—3 Stunden | 0.08 | 0.10 |
| | 4—6 „ | 0.22 | 0.21 |
| | 7—9 „ | 0.44 | 0.57 |
| | 9—12 „ | 0.15 | 0.07 |

Es ergibt sich also, dass die Aufnahme besonders während der ersten 3 Stunden sehr gering ist. Zwischen der 3 und 6 Stunde lässt sich schon eine Zunahme bemerken.

Zwischen der 6. und der 9. Stunde wird ein Maximum erreicht und danach tritt wieder ein starker Rückgang ein. Um einige Einsicht in die hier vor sich gehenden Prozesse zu gewinnen, wurde der Aufnahmeprozess auch bei einer niedrigeren Temperatur (15° C.) untersucht und bei einer 4 mal schwächeren Konzentration (0.375%) des Asparagins. Diese Versuche, wiedergegeben in Tabelle XIV zeigen, dass die Aufnahme während der ersten 6 Stunden in beiden Fällen fast ebenso hoch ist als bei 25° C. mit 1.5% Asparagin. Die Aufnahme während der ersten 6 Stunden ist also nur in geringem Masse von dem Temperaturunterschiede von 10° und von der Konzentration des applizierten Stoffes abhängig.

TABELLE XIV. N-Aufnahme bei 15° C. und bei 0.375% Asparagin im Dunkeln in 24 Stunden.

| Behandlung der Blätter | Zeit | Zunahme des N-Gehalts in ‰ des Frischgewichts | |
|---|---|---|---|
| 2% Agar + 1.5% Asparagin auf den Randtentakeln. Temp. 15° C. | 0—6 Stunden | 0.20 | 0.17 |
| | 7—12 „ | 0.18 | 0.23 |
| | 13—18 „ | 0.20 | 0.20 |
| | 19—24 „ | 0.18 | 0.18 |
| 2% Agar + 0.375% Asparagin auf den Randtentakeln. Temp. 25° C. | 0—6 Stunden | 0.20 | 0.17 |
| | 7—12 „ | 0.28 | 0.24 |
| | 13—18 „ | 0.19 | 0.21 |
| | 19—24 „ | 0.17 | 0.16 |

Der während dieser Zeit begrenzend auf die Aufnahme wirkende Prozess ist also nur wenig von der Temperatur und der Konzentration der Aussenlösung abhängig. Während der nächsten 6 Stunden nimmt die Aufnahme bei 25° C. und 1.5% Asparagin viel stärker zu als bei 15° C. Bei 10° Temperaturunterschied ist die Aufnahme 3 bis 4 mal grösser. Ebenso gibt es in dieser Periode einen Zusammenhang mit der Konzentration der Aussenlösung. Bei 4 mal geringerer Konzentration ist die Aufnahme 2 bis 3 mal so gering. Vergleicht man die Grösse der Aufnahme in den ersten 6 Stunden mit der der zweiten 6 Stunden, so fällt es auf, dass im zweiten Zeitintervall sowohl bei einer Aussenlösung von 1.5% als bei einer von 0.375% mehr aufgenommen wird als im ersten.

In der dritten und vierten Periode von 6 Stunden nehmen die Blätter bei 15° C. bezw. bei schwächerer Asparaginkonzentration mehr auf als bei 25° C. und 1.5% Asparagin.

In letzterem Falle haben die Blätter in den ersten 12 Stunden schon vieles aufgenommen (0.90—1.00 ‰ des Frischgewichtes). Die Blätter bei 15° C. und die bei 25° C. aber schwächerer Konzentration der Aussenlösung haben viel weniger N aufgenommen (0.4—0.5 ‰ des Frischgewichtes). Die geringere Aufnahme in der dritten Periode der Blätter, die schon soviel

Asparagin aufgenommen haben, deutet auf das Erreichen eines Gleichgewichtszustandes hin.

4. *Der Einfluss der Natur des Stoffes auf die Aufnahme.*

Wie schon oben gesagt wurde, konstatiert Darwin, dass nicht alle Stoffe gleich schnell Aggregation herbeiführen. Obgleich dies nicht als Beweis für eine schnellere Aufnahme des einen Stoffes im Vergleich mit dem andern dienen kann, da nicht alle Stoffe in derselben Konzentration Aggregation erregen, deutet es dennoch darauf hin.

Zum Vergleich mit Asparagin wurde von mir die Aufnahme von Kaffeïn, dem Stoffe womit Ali Kok (1933) den Stofftransport in den Tentakeln von Drosera capensis untersuchte, bestimmt. Um vergleichbare Werte zu erhalten, wurde mit molekularen Konzentrationen gearbeitet. Sowohl von Kaffeïn wie von Asparagin wurde eine 0.05 mol. (d.h. für Asparag.-bezw. Kaffeïn 0.66 und 0.94%) Lösung beide in 2% Agar auf die Tentakel appliziert. Die Versuche wurden in einem Dunkelzimmer bei 25° C. angestellt.

In Tabelle XV wird die Zunahme des N-Gehalts von 2 Versuchen mit Asparagin und Kaffeïn wiedergegeben und daraus die Aufnahme von Asparagin und Kaffeïn berechnet.

TABELLE XV. Aufnahme von Asparagin und Kaffeïn.

| Behandlung der Blätter | N-Zunahme in ‰ des Frischgewichts | | Asparaginzunahme in mg auf 1000 mg Blatt | | Kaffeinzunahme in mg auf 1000 mg Blatt | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 2% Agar + 0.05 mol. Asparagin auf den Randtentakeln ........ | 1.13 | 1.10 | 5.32 | 5.30 | — | — |
| 2% Agar + 0.05 mol. Kaffeïn auf den Randtentakeln ........ | 2.34 | 2.31 | — | — | 8.04 | 8.12 |

Er stellt sich heraus, dass *Kaffeïn viel schneller aufgenommen wird als Asparagin.* In 24 Stunden wurde sogar ± 1.5 mal so viel **Kaffeïn absorbiert.**

5. *Der Einfluss des Drüsenköpfchens auf die Aufnahme von Asparagin und Kaffeïn.*

Um den Einfluss des Drüsenköpfchens bestimmen zu können, wurden bei 2 Reihen von 5 Blättern die Drüsenköpfchen von den äussersten Randtentakeln entfernt. Es stellte sich heraus, dass die etwas mehr nach innen gelegenen Tentakel sich nach Entfernung der Köpfchen nicht mehr ins Agar bringen liessen.

Dazu waren sie zu kurz geworden, sodass das Agar-Asparagin - bezw. Agar-Kaffeïngemisch bei der Behandlung leicht den Blattrand berührte, was die Versuche ungenau gemacht hätte.

Die Tentakel ohne Drüsenköpfchen wurden in eine 0.05 mol. Asparagin- bezw. Kaffeïnlösung gebracht. Zur Vergleichung wurden Versuche mit Blättern angeordnet, deren Köpfchen nicht entfernt worden waren. Auch hier wurde dafür gesorgt, dass nur die äussersten Randtentakel sich im Agar-Asparagin- bezw. Agar-Kaffeïn-gemisch befanden. Bei jedem Blatte standen dadurch ± 50 Tentakel der Aufnahme zur Verfügung. Dadurch musste die Aufnahme etwas geringer werden als bei den vorigen Versuchen. Zur Kontrolle blieb noch eine Reihe unbehandelt. Tabelle XVI ergibt, dass sowohl Asparagin als Kaffeïn bei vorhandenen Drüsenköpfchen schneller aufgenommen wird als wenn diese entfernt worden sind.

TABELLE XVI. Asparagin- und Kaffeïnaufnahme durch Tentakel mit Drüsenköpfchen und ohne dieselben im Dunkeln, 25° C.

| Behandlung der Blätter | N.-Zunahme in ‰ des Frischgewichts | |
|---|---|---|
| 2% Agar + 0.05 mol. Asparagin auf den Randtentakeln; Köpfchen vorhanden ................ | 0.83 | 0.77 |
| 2% Agar + 0.05 mol. Asparagin auf den Randtentakeln; ohne Köpfchen .................... | 0.58 | 0.59 |
| 2% Agar + 0.05 mol. Kaffeïn auf den Randtentakeln; Köpfchen vorhanden .................. | 2.00 | 1.74 |
| 2% Agar + 0.05 mol. Kaffeïn auf den Randtentakeln; ohne Köpfchen ...................... | 1.45 | 1.49 |

In dieser Tabelle ist die N-Zunahme von 2 Versuche mit Asparagin und Kaffeïn wiedergegeben. Obgleich die absolute Zunahme bei den Blättern deren Drüsenköpfchen entfernt waren, geringer ist als bei denjenigen, wo dies nicht der Fall ist, so ist doch die Zunahme je Oberflächeeinheit dort viel höher. Die Oberfläche des Köpfchens beträgt ± 0.1 $mm^2$. Die aufnehmende Oberfläche der Tentakel ohne Köpfchen beträgt etwa 0.018 $mm^2$., also ± 55 mal so wenig. Je Oberflächeeinheit ist die Zunahme hier also viel höher.

6. *Der Einfluss von Narkose.*

Um den Einfluss von Narkose zu bestimmen, wurden für jeden Versuch 3 Reihen von 6 Blättern gewählt, von denen zwei

in der gewöhnlichen Weise mit dem Agar-Asparagingemisch (1.5 % Asparagin) bezw. Agar-Kaffeïngemisch (1 %) behandelt wurden, während die dritte Reihe zur Kontrolle diente. In einen der Behälter mit einem Inhalt von 500 c.c., in die die Blätter gelegt worden waren, wurde 0.5 c.c. Äther getan. Eine stärkere Konzentration tötete die Blätter innerhalb 24 Stunden.

Auch bei der verwendeten Konzentration konnte der Versuch nicht länger als 18 Stunden dauern, da die Blätter bei längerer Fortsetzung abstarben. Die Versuche wurden wieder im Dunkeln bei 25° C. angeordnet.

Tabelle XVII zeigt die Zunahme des N-Gehalts bei Verabfolgung von Asparagin und Kaffeïn. Es werden hier zwei Versuche mit dem ersten und nur ein Versuch mit dem zweiten Stoffe wiedergegeben. Bei einem zweiten hierüber angestellten Versuche waren die Blätter schon teilweise gestorben.

TABELLE XVII. Einfluss der Narkose. Aufnahme in 18 Stunden bei 25° C im Dunkeln.

| Behandlung der Blätter | N-Zunahme in ‰ des Frischgewichtes | |
|---|---|---|
| 2% Agar + 1.5% Asparagin auf den Randtentakeln ...................... | 1.07 | 1.19 |
| Wie oben, aber mit Narkose ........ | 0.69 | 0.72 |
| 2% Agar + 1% Kaffeïn auf den Randtentakeln ...................... | 1.57 | |
| Wie oben, aber mit Narkose ........ | 1.25 | |

Die erzielten Ergebnisse zeigen also, dass sowohl bei Asparagin als bei Kaffeïn Narkose die Aufnahme verzögert. A l i K o k (1933) konnte bei ihren Transportversuchen mit Kaffeïn keinen Einfluss von Narkose konstatieren. Das von mir erzielte Ergebnis weicht also etwas davon ab. Nun wurden die aufgenommenen Mengen von A l i K o k nicht quantitativ bestimmt und ausserdem wurde mit Tentakeln ohne Drüsenköpfchen gearbeitet. Bei meinen Versuchen spielt in erster Linie die Aufnahme durch das Drüsenköpfchen eine Rolle, wenn diese wahrscheinlich auch aufs engste mit der Abfuhr zusammenhängt. Es ist also nicht unmöglich, dass der wahrgenommene Einfluss von Narkose mehr in Verbindung mit der Aufnahme als mit dem Transport steht.

Augenfällig ist bei diesen Versuchen weiter, dass der Einfluss von Narkose stärker bei der Asparagin- als bei der Kaffeïn-

aufnahme ist. Vielleicht hängt dies mit der Weise zusammen, in der beide Stoffe transportiert werden. Im letzten § dieses Abschnittes werde ich näher auf dieses Problem zurückkommen.

### d. *Die Transportbahnen in den Tentakeln.*

Über den Weg, auf dem Stoffe durch parenchymatisches Gewebe befördert werden, weichen die Ansichten sehr weit von einander ab. Sowohl das Protoplasma wie die Vakuole und die Zellwand werden als Transportbahn bezeichnet. Eine ausführliche Literaturbesprechung dieser Materie findet man bei Ali Kok (1933). Selbst untersuchte sie u.a. den Transport von Kaffeïn durch die Tentakel von Drosera capensis und sie gelangt hierbei zu dem Schlusse, dass die Vakuole als wichtigste Transportbahn für diesen Stoff betrachtet werden muss. Das Protoplasma sollte den Transport nur hemmen, da dessen Widerstand 160 mal so gross befunden wurde als der in der Vakuole.

Zu ganz andern Resultaten gelangt Walter Schumacher (1933) bei seinen Untersuchungen über den Transport von Fluoreszeïn durch parenchymatisches Gewebe.

Im Nervenparenchym von Cucurbita und bei Drüsenharen von Pelargoniumblattstielen konstatiert er einen Transport des applizierten Stoffes durch das Protoplasma.

Es schien mir interessant zu erforschen, auf welchen Bahnen Fluoreszeïn durch die Tentakel von Drosera capensis transportiert wurde. Zusammen mit Herrn M. P. Both, dem Assistenten bei der Pflanzenphysiologie wurden einige Versuche angestellt. Fluoreszeïn, K (Handlungssalz) wurde in einer Konzentration von 0.1% in Gelatine 5% gelöst. Diese Mischung wurde auf die obenbesprochene Weise auf und gegen die Tentakelköpfchen gespritzt. Es wurde dafür gesorgt, dass bestimmt nichts mehr als das Köpfchen in die Mischung geriet, manchmal berührte das Köpfchen oder die Sekretion sie nur eben. Weiter wurde ein Streifchen schwarzes Papier auf das Objektglas geklebt, auf die Stelle wo das Gemisch lag, aber gerade an der anderen Seite des Glases. Dies geschah um das helle Aufleuchten des Gelatine-Fluoreszeïngemisches bei der Wahrnehmung zu verhindern, da dies das Bild sehr stark verwischt. Die Wahrnehmung geschah mit einem Lumineszenzapparat von Zeiss.

Schon bald nach der Applizierung von Fluoreszeïn sieht man das wandständige Protoplasma in den Drüsenköpfchen aufleuchten. Diese Erscheinung pflanzt sich ziemlich schnell durch den Tentakelstiel fort. Auch hier dehnt sich die Erscheinung durch

das stark wandständige Protoplasma aus. In der Vakuole lässt sich kein Aufleuchten wahrnehmen. Nach 30 bis 40 Minuten hat sich der Prozess durch den ganzen Tentakelstiel (± 5 mm) vollzogen und ist das Fluoreszeïn beim Blatte angelangt. Hier lässt sich der Prozess weniger gut verfolgen, da das Gewebe hier viel weniger regelmässig ist. Das Spiralgefäss in den Tentakeln zeigt kein Aufleuchten, sodass sich daraus schliessen lässt, dass hierdurch kein Transport von Fluoreszeïn in basipetaler Richtung hin vollzieht. Es muss für nicht unwahrscheinlich gehalten werden, dass durch dieses Spiralgefäss nur Transport nach dem Drüsenköpfchen hin stattfindet.

Ohne weiteres liesse es sich nicht entscheiden, ob Fluoreszeïn durch das Protoplasma oder durch die Zellwand befördert werde, da sowohl die Zellwand als das wandständige Protoplasma sehr dünn sind.

Einige mit Fluoreszeïn behandelten Tentakel wurden deshalb mit einer 20% Saccharoselösung plasmolysiert. Beobachtung mit dem Lumineszenzapparat zeigte danach unzweideutig, dass das Fluoreszeïn nur im Protoplasma lokalisiert war. In den Wänden war von keinem Aufleuchten die Rede.

*Dies alles führt zu dem Schlusse, dass Fluoreszein im Parenchymgewebe der Tentakel von Drosera capensis nur im Protoplasma transportiert wird.*

Vergleichen wir dieses Resultat mit den Ergebnissen von Ali Kok, so lässt sich daraus schliessen, dass der Stofftransport im Parenchym der Tentakel auf mehreren Bahnen vor sich gehen kann und offenbar steht es mit der Natur des Stoffes im Zusammenhang, auf welcher Bahn es geschieht.

e. *Theoretische Betrachtungen.*

In den vorhergehenden §§ wurde gezeigt, dass die Tentakel von Drosera capensis und namentlich die Randtentakel Organe sind, die eine wichtige Rolle bei der Stoffaufnahme im Blatte spielen. Der grösste Teil der aufgenommenen Stoffe kommt ins Blattparenchym, wie Tabelle XII zeigt. Auch wenn die Drüsenköpfchen entfernt worden sind, findet Aufnahme statt, jedoch bedeutend weniger als mit den Drüsenköpfchen. Dies wurde mit der grösseren Oberfläche der Drüsenköpfchen in Zusammenhang gebracht. Aufnahme und Transport von Asparagin sind bei einer grossen Anzahl von Versuchen analysiert worden. Dabei hat sich ergeben, dass, wie zu erwarten stand, hierbei eine Anzahl Prozesse zusammen wirkten, die jeder für sich in andrer Weise von den äussern Umständen abhängig sind.

Am besten können wir für eine nähere Besprechung vom Verlauf der Aufnahme in der Zeit ausgehen. Betrachten wir also zunächst Tabelle XIII, so fällt allererst die geringe Aufnahme bei 25° C. und 1.5% Asparagin während der ersten 6 Stunden auf, welche grossenteils der ausserordentlich geringen Aufnahme während der ersten Periode von 3 Stunden zugeschrieben werden muss, wie Tabelle XIV näher zeigt. Da, wie sich herausgestellt hat, nicht an veränderte Verhältnisse während der Versuchsanordnung zu denken ist — es müsste denn sein, dass das Bespritzen der Drüsenköpfchen mit dem Agar-Asparagingemisch selbst irgend eine Reaktion hervorriefe — muss man wohl glauben, dass das Aufnahmeorgan i.c. das Drüsenköpfchen die Aufnahme hemmt. Nicht unmöglich ist es, dass hier an eine Gegenwirkung gegen die Aufnahme durch den Sekretionsprozess gedacht werden muss. Es ist bekannt (Ch. Darwin 1875), dass nach Ernährung oft eine reichliche Sekretion stattfindet, wobei zugleicherzeit das proteolytische Enzym und eine Säure secerniert wird. Nachher hört diese starke Sekretion auf und lässt sich oft wenig oder keine Sekretion mehr an den Drüsenköpfchen wahrnehmen. Es könnte sein, dass die reichliche Sekretion die Aufnahme anfangs hemmte.

Es könnte noch eine zweite Möglichkeit geben, n.l. dass das Drüsenköpfchen selbst die Aufnahme auf irgendeine Weise reguliert. Über eine regulierende Wirkung dieses Organs ist aber nichts bekannt. Wohl ist bei Fenner u.a. von einer Endodermis im Köpfchen die Rede, aber ob diese Zellenschicht tatsächlich eine regulierende Wirkung bei der Stoffaufnahme ausüben könnte, ist nicht bekannt.

Es ist auffallend, dass der Prozess, der in den ersten Stunden limitierend wirkt und dadurch die Grösse der Aufnahme reguliert, *wenig abhängig von der Temperatur und der Konzentration des beigefügten Stoffes ist,* wie Tabelle XIV zeigt. Bei 15° C. ist die Aufnahme mit 1.5% Asparagin nur wenig geringer als bei 25° C. Ebenso wird bei einer Konzentration von 0.375% bei 25° C. fast ebensoviel N aufgenommen als bei 1.5% Asparagin. Zu einer eingehenderen Besprechung dieses Phänomens fehlt alles Material.

Achten wir weiter auf die Aufnahme während der zweiten 6 Stunden, so stellt sich heraus, dass hier sowohl die Temperatur wie die Konzentration der Aussenlösung einen bedeutenden Einfluss haben. Bei 15° C. und 1.5% Asparagin wird viel weniger aufgenommen als bei 25° C. mit derselben Konzentration. Die Ergebnisse wurden schon ausführlich auf S. 393 ff. besprochen. Es zeigt sich also, dass *in dieser Periode ein temperaturempfindlicher*

*Prozess limitierend wirkt.*

Etwas Ähnliches findet man auch, wenn die applizierte Asparaginlösung schwächer ist. Auch dann wird in der zweiten Periode viel weniger Asparagin aufgenommen. In diesem Falle muss also *die Konzentration begrenzend wirken.*

In den letzten zwei Perioden von 6 Stunden schliesslich wird sowohl bei niedriger Temperatur als bei geringerer Konzentration mehr aufgenommen als bei höherer Konzentration bei höherer Temperatur. In letzterem Falle scheint nach 12 Stunden ein Grenzwert erreicht zu sein. Ein solcher Grenzwert fiel auch auf bei den Versuchen über den Einfluss der Konzentration des beigefügten Stoffes. Dieser Grenzwert ist offenbar eher bei einer höheren Konzentration des hinzugefügten Stoffes als bei einer niedrigeren erreicht. Wegen der Kompliziertheit der Prozesse stösst man in diesen Fällen auf Schwierigkeiten. Wie schon bemerkt, wird der grösste Teil des aufgenommenen Stoffes durch die Tentakel nach dem Blattparenchym transportiert. Die Tentakel enthalten nur einen kleinen Bruchteil des Stoffes (Tab. XII—IV).

Es ist nicht bekannt, wo das aufgenommene Asparagin in der Zelle lokalisiert ist. Dieser Stoff permeïert schlecht (vgl. u.a. W. Ruhland und C. Hoffmann [1926] und S. Schönfelder [1931]) und wird also, wenigstens vorläufig hauptsächlich im Protoplasma lokalisiert bleiben, ohne in die Vakuole hineinzudringen. Ein kleiner Teil könnte sich auch in der Zellwand befinden. Bleibt das Asparagin ausschliesslich im Protoplasma, das nur eine kleine Fraktion des gesamten Frischgewichtes ist, so ist es denkbar, dass es nach 12 Stunden bei 1.5% Asparagin ein Gleichgewicht zwischen der Lösung innerhalb und ausserhalb des Blattes gibt. Über die Natur dieses Gleichgewichtes lässt sich nichts sagen. Es könnte ebenso gut ein Konzentrations- als ein Adsorptionsgleichgewicht sein. Die geringe Zunahme in den letzten zwei Perioden könnte darauf hinweisen, dass das Gleichgewicht innerhalb und ausserhalb des Blattes noch nicht ganz zustande gekommen sei, oder dass ein durch das langsame Hineindringen des Asparagins in die Vakuole verstörtes Gleichgewicht in das Protoplasma wiederhergestellt wird. Wenn diese Hypothese die richtige ist, so liesse sich die stärkere Aufnahme bei niedrigerer Temperatur und geringerer Aussenkonzentration in der 3. und 4. Periode daraus erklären, dass nach 12 Stunden der Gleichgewichtswert noch bei weitem nicht erreicht worden wäre und die Aufnahme sich noch ungeschwächt fortsetze.

Es wäre interessant dieselben Versuche mit einem leicht in der Vakuole permeïerenden Stoffe wie Kaffeïn oder Ureum anzustellen.

Wenn der niedrige Permeabilitätsgrad von Asparagin bei meinen Versuchen tatsächlich eine Rolle spielte, so liesse sich mit solchen Stoffen ein ganz anderer Verlauf des Prozesses erwarten.

Bei den von mir angestellten Versuchen spielen sich zwei Prozesse neben und ineinander ab, n.l. ein Aufnahmeprozess und ein Transportprozess. Die Aufnahme geht im Drüsenköpfchen vor sich, während der Transport durch den Tentakelstiel nach dem Blatte stattfinden muss. Betrachten wir im Zusammenhang hiermit Tabelle XVI, die uns einen Eindruck von dem Einfluss des Drüsenköpfchens auf die Aufnahme gibt, so stellt sich heraus, dass durch die Tentakel mit Köpfchen mehr aufgenommen worden ist als durch Tentakel deren Köpfchen entfernt wurde. Es zeigte sich dabei aber, dass die Aufnahme bei weitem nicht proportional der aufnehmenden Oberfläche war, wobei das Drüsenköpfchen als eine Kugel betrachtet wurde.

Dies könnte von einer aktiven Wirkung des Drüsenköpfchens auf die Aufnahme herrühren. Es ist aber auch noch eine andere Erklärung möglich. Sowohl bei Tentakeln mit Köpfchen als ohne dieselben muss der Transport durch den Tentakelstiel stattfinden. Kann nun vielleicht die Abfuhr durch den Stiel begrenzend wirken? Diese Frage muss unentschieden bleiben.

Schliesslich möchte ich hier den Unterschied in Aufnahme von Kaffeïn und Asparagin (Tabelle XV und XVI) besprechen. Es zeigt sich, dass Kaffeïn sowohl bei Tentakeln mit Köpfchen als ohne dieselben viel schneller aufgenommen wird als Asparagin. Dies ist deshalb um so auffallender, weil Kaffeïn ein grösseres Molekül hat als Asparagin. Nicht unwahrscheinlich ist es, dass der Unterschied in Aufnahmegeschwindigkeit dem schnelleren Transport zugeschrieben werden muss. Aus den Versuchen von Th. Bokorny (1889), Å. Åkerman (1917), Erna Janson (1920) u.a. ergibt sich, dass Kaffeïn sehr schnell in die Vakuole hineindringt und dort Granulation erregt. Auf diesem Hineindringen von Kaffeïn, das auf einen hohen Permeabilitätsgrad dieses Stoffes deutet, sind die Transportversuche von Ali Kok (1933) basiert. Asparagin hingegen permeïert, wie schon bemerkt wurde, sehr langsam. Es sieht nun sehr wahrscheinlich aus, dass der Transport dieser Stoffe auf verschiedene Weise stattfindet. Von Ali Kok wurde die Vakuole als wichtigste Transportbahn für Kaffeïn nachgewiesen. Oben wurden von mir einige Versuche über den Transport von Fluoreszeïn beschrieben, wobei sich überzeugend herausstellte, dass dieser Stoff durch das Protoplasma befördert wurde, wahrscheinlich weil dieser Stoff schlecht permeïert und nur bis zum Tonoplast durchdringt. Es lässt sich nicht untersuchen, auf welcher Bahn Asparagin transportiert wird.

Da sich aber herausstellt, dass Kaffeïn und Fluozeszeïn andere Wege benutzen, ist es von vornherein sehr gut möglich, dass Asparagin einen andern Weg geht als Kaffeïn und dass diesem Umstande den Unterschied in der Grösse der Aufnahme dieser Stoffe zugeschrieben werden muss.

Auch die Narkoseversuche weisen einigermassen darauf hin. Auffallend ist es hier, dass Narkose offenbar die Aufnahme von Asparagin mehr hemmt als die Aufnahme von Kaffeïn.

Nehmen wir an, dass Asparagin durch das Protoplasma befördert wird und Kaffeïn durch die Vakuole, so lässt sich dies erklären. Denn in der Vakuole kann Transport nur durch Diffusion geschehen, einen physischen Prozess, auf den Narkose keinen Einfluss haben kann. Dass er noch einen gewissen Einfluss hat, kann der Tatsache zugeschrieben werden, dass das Kaffeïn bei der Aufnahme und auch beim Transport das Protoplasma passieren muss, was durch Narkose gehemmt werden könnte. Bei einem Transport durch das Protoplasma lässt sich aber ein viel grösserer Einfluss von Narkose erwarten. Denn auf das lebendige Protoplasma wird Narkose einen grossen Einfluss geltend machen.

## ABSCHNITT III. Verbrauch und Transport der aufgenommenen N-verbindungen im Blatte.

### § 1. Einleitung und Literatur.

Über die Frage, was im Droserablatte mit den aus den Insekten aufgenommenen N-haltigen Stoffen geschehe, findet man in der Literatur nur sehr wenige Angaben. Wenn man sich fragt, was mit den Stoffen vor sich gehen könne, so sind mehrere Hypothesen möglich. Erstens könnte es sein, dass sie sich als solche im Blatte anhäuften. Diese Möglichkeit scheint aber gering, wenn man erwägt, wie grossen Einfluss die aufgenommenen N-Verbindungen auf die Entwicklung des Wachstums haben [1]. Dies weist vielmehr darauf hin, dass sie in den Stoffwechsel hineinbezogen werden, sei es gleich in dem Blatte, das die Stoffe aufnimmt, sei es nachdem sie nach anderen Teilen der Pflanze befördert worden sind.

Zweitens könnte also ein völliger Transport aus dem aufnehmenden Blatte nach anderen Pflanzteilen stattfinden, wo die applizierten Stoffe dann eventuell in den Prozess des Stoffwechsels aufgenommen werden könnten.

Drittens könnten die applizierten Stoffe sogleich im Blatte in

[1] Wie sich bei den Kulturversuchen herausstellte, gilt dies nicht für alle N-haltigen Verbindungen. Bei Gelatine traten Degenerationserscheinungen auf (Vgl. S. 369). Bei wiederholter Ernährung mit Kaffeïn 1% starben die Pflanzen ab (Vgl. S. 373).

den Prozess des Stoffwechsels aufgenommen werden und es könnte z. B. Eiweissynthese stattfinden.

Schliesslich sind Kombinationen der obenbesprochenen Möglichkeiten nicht undenkbar.

Wie schon bemerkt wurde, ist über dieses Problem wenig bekannt. Eigens dazu angestellte Versuche sind nicht bekannt. Nur dann und wann findet man in der Literatur indirekt mit diesem Problem in Zusammenhang stehende Anzeichen. So teilt Weevers (1916) mit, dass Blätter von Drosera anglica Huds, Drosera intermedia Hyn. und Drosera rotundiflora L. kein Ammoniak enthalten. Nach Insektenfang aber war dieser Stoff wohl in den Blättern vorhanden. Oosterhuis (1927) untersuchte Blätter von mit Insekten ernährten Pflanzen von Drosera intermedia und Drosera capensis und Blätter von nicht ernährten Pflanzen auf ihren N-Gehalt. Mit der Kjeldahl-methode wies er nach, dass erstere mehr N enthielten als letztere. Mit der Methode von Raspail versuchte er weiter einen Eindruck über den Eiweissgehalt von Blättern von ernährten und nicht-ernährten Pflanzen zu gewinnen. Die Ergebnisse weisen darauf hin, dass ernährte Pflanzen einen höheren Eiweissgehalt haben. Hierbei muss jedoch in Betracht gezogen werden, dass die Methode von Raspail nur qualitativ ist, und wie auch Oosterhuis selbst sagt, keinen vollkommen zuverlässigen Eindruck von der vorhandenen Eiweissmenge gibt. Er wendet darum eine zweite Methode an um einen Eindruck vom Eiweissgehalt zu gewinnen und geht dabei von der Auffassung H. Ullrichs (1924) aus, der sagt, es gebe einen direkten Zusammenhang zwischen der Grösse der Chloroplaste und dem Eiweissgehalt. Es stellte sich tatsächlich heraus, dass die mit Insekten ernährten Pflanzen grössere Chloroplaste hatten als nicht-ernährte Exemplare, was auf einen höheren Eiweissgehalt bei den ersteren hindeuten könnte. Der Zusammenhang zwischen dem Eiweissgehalt und der Grösse der Chloroplaste ist nachher von W. Schumacher (1929) bestritten worden. Er wies nach, dass diese Auffassung unhaltbar sei. Alles zusammengenommen weisen aber die Versuche von Oosterhuis darauf hin, dass der Eiweissgehalt von mit Insekten ernährten Pflanzen höher ist als der bei nicht-ernährten.

Auf Grund von theoretischen Erwägungen kommt Alfred Giessler (1928) zu der Vermutung, dass bei Drosera eine starke „Eiweissatmung" vor sich geht. Von verschiedenen Forschern z. B. G. Schmid (1912) Ruschmann (1914), J. Oosterhuis (1927) ist festgestellt worden, dass die Stärke, die es im Sommer in grossen Mengen in den Blättern gibt, ausser-

ordentlich resistent ist. Giessler selbst fand, dass die Blätter von Drosera capensis während 12 Tage und länger bei 36-38° C. im Dunkeln keine Stärke verlieren. Auf Aqua dest. im Dunkeln gestellte Blätter wiesen sogar nach 45 Tage noch einen bedeutenden Stärkegehalt auf.

Giessler konstatierte weiter, dass im Winter keine Stärke in den Blättern vorhanden ist und ebensowenig als im Sommer viel Zucker. Da die Atmung aber stark ist, kommt er zu der Hypothese, dass hauptsächlich Eiweiss veratmet wird.

Soweit mir bekannt, ist hiermit die Literatur über den N-Stoffwechsel bei Insektivoren erschöpft. Es scheint mir überflüssig, eine Literaturbesprechung über den N-Stoffwechsel bei anderen Pflanzen zu geben. Dazu kann auf die Publikationen von Mothes, Gouwentak u.a. verwiesen werden.

## § 2. Eigene Untersuchungen.

### a. *Material und Methode.*

Bei den hiernach folgenden Versuchen lag es in der Absicht, zu bestimmen, was mit den aufgenommenen N-Verbindungen in dem Blatt geschieht, durch das die Aufnahme vor sich geht. Wenn diese Stoffe gleich in den N-Stoffwechsel hineinbezogen würden, so liesse sich Eiweissbildung erwarten. Um dies bestimmen zu können, musste neben dem Gesamt-N das unlösliche N bestimmt werden.

Zu den Versuchen wurden, einige Ausnahmen nicht mitgerechnet, Blätter verwendet, die von N-armen Pflanzen herstammten. Diese Pflanzen wurden erhalten, indem ich sie in ausgewachsenem Zustande auf Torfmull brachte, der auf die im Abschnitt I besprochene Weise ausgespült worden und also N-arm war. Hierauf blieben die Pflanzen wenigstens einen Monat, bevor mit den Versuchen einen Anfang gemacht wurde. In dieser Weise wurden sehr N-arme Pflanzen erhalten. Die Vermutung war, dass hiermit eher Eiweiss-synthese stattfinden sollte. Von diesen Pflanzen wurden immer die jüngsten ausgewachsenen Blätter verwendet. Die Blätter wurden wieder numeriert wie bei den Versuchen aus dem Abschnitt II und die verwendeten Blattreihen wurden in der selben Weise erhalten. Von einer der Reihen wurde am Anfang des Versuches das Gesamt-N und das unlösliche N bestimmt. Die anderen Reihen wurden mit der erwünschten N-Verbindung behandelt (meistens einer Asparaginlösung, weil dieser Stoff bei den Kulturversuchen schöne Resultate ergeben hatte). Von diesen Reihen wurde der N-Gehalt nach bestimmten Zeiten festgestellt.

Bei einem Teil der Versuche blieben die Blätter bis zur Analyse an der Pflanze, bei einem anderen Teil wurden die Blätter beim Anfang des Versuches abgeschnitten, in Glasbehälter gelegt (vgl. Abschnitt II) und zu einer bestimmter Zeit analysiert. Die Behandlung der Reihen fand meistens in den Morgenstunden statt.

Bei der Analyse verfuhr ich folgenderweise. Die Blattlaminae wurden gerade vor der Analyse der Länge nach mittendurch geschnitten. Danach wurden die Hälften gewogen und dann wurde die eine Gruppe halbe Blätter in den Kjeldahlkolben getan zur Destruktion. Die zweite Gruppe wurde in einem Achatmörser, unter Zusatz von heissem Tannin 4%, in das ein wenig $H_2SO_4$ getan war, zerrieben. Diese Niederschlagmethode wurde u.a. auch von Mothes (1926) angewandt. Nach ±10 Minuten Reiben waren die Blätter zerrieben und liessen sich keine ganze Zellen mehr finden, wie einige Male mikroskopisch festgestellt wurde. Nach Hinzufügung von Wasser wurde diese Mischung in einem Mikrofilter getan, wie dieser auch von W. Schumacher (1929) benutzt wurde, welcher auf einen Saugkolben gestellt wurde, wonach die Flüssigkeit mit einer Wasserluftpumpe abfiltriert wurde. Es wurde noch einige Male nachgespült. Auf dem Filter blieb die unlösliche N-Fraktion zurück, während in dieser Weise die lösliche Fraktion entfernt wurde. Der Filter mit Inhalt wurde alsdann in den Kjeldahlkolben gebracht, wonach der Inhalt destruiert wurde.

Der N-Gehalt wurde danach auf die in Abschnitt II behandelte Weise bestimmt.

Es schien mir wichtig, bevor ich mit den definitiven Versuchen anfing, zu bestimmen, in wieweit die Hälften der nichtbehandelten Blätter vergleichbar waren und ob sie gleich viel N enthielten. Die Nervatur des Blattes von Drosera capensis ist schwach, die grössten Nerven sind parallel in der Blattlänge. Eine davon läuft immer in der Mitte der Länge nach. Nach einiger Übung fällt es nicht schwer, das Blatt durch diese Nerv in zwei morphologisch gleiche Teile zu schneiden.

Es wurde untersucht, ob diese Blatthälften denselben N-Gehalt hätten. Von zwei Reihen junger und alter Blätter wurde dies untersucht. Blätter von N-armen Pflanzen gab es zur Zeit des Versuches nicht, sodass die in Tabelle XVIII gegebenen Werte sich auf Blätter von N-reichen Pflanzen beziehen.

Der N-Gehalt in beiden Blatthälften ist also immer praktisch gleich. Nicht möglich war es in dieser Weise, die Analyse in eine Bestimmung des Gesamt-N und der unlöslichen Fraktion zu teilen. Dies wurde nicht getan, aber es scheint mir, dass es keinen einzigen Grund gebe, deswegen man annehmen sollte, dass die eine

TABELLE XVIII. Vergleichung des N-gehalts der Blatthälfte junger und alter Blätter.

| Material | Gesamt-N in $^0/_{00}$ des Frischgewichtes der 1 Hälfte | Gesamt-N in $^0/_{00}$ des Frischgewichtes der 2 Hälfte |
|---|---|---|
| Hälften junger Blätter .............. | 2.65 | 2.66 |
| » » » .............. | 2.56 | 2.58 |
| Hälften alter Blätter .............. | 1.80 | 1.80 |
| » » » .............. | 1.72 | 1.73 |

Blatthälfte mehr unlösliches N enthalten würde als die andere. Weiter wurde die Variabilität des unlöslichen N in den verschiedenen Blattreihen untersucht. In Abschnitt II, Tabelle VI, ergab sich, dass die Variabilität des Gesamt-N durch die Methode sehr stark eingeschränkt wurde. Es schien wichtig zu untersuchen, wie es sich in dieser Hinsicht mit dem unlöslichen N verhielt. Tabelle XIX gibt einen Eindruck davon.

TABELLE XIX. Variabilität im N-Gehalt der Blätter.

| Material | Gesamt-N-Gehalt in $^0/_{00}$ des Frischgewichtes | Unlösl.-N in $^0/_{00}$ des Frischgewichtes | Lösl.-N in $^0/_{00}$ des Frischgewichtes |
|---|---|---|---|
| 6 Blattlaminae | 2.67 | 2.40 | 0.27 |
| » | 2.60 | 2.36 | 0.24 |
| » | 2.60 | 2.41 | 0.19 |
| » | 2.62 | 2.40 | 0.22 |
| » | 2.63 | 2.36 | 0.27 |
| » | 2.63 | 2.37 | 0.26 |

Auch hierbei waren N-reiche Pflanzen genommen worden, weil keine N-armen Pflanzen vorhanden waren.

Sehr gross ist die Variabilität in der unlöslichen Fraktion nicht. Dies ändert sich, wenn man den löslichen Stickstoff beachtet. Hier weichen die Werte von 0,19 bis 0,27 von einander ab, eine ziemlich grosse Variabilität also. Dies lässt sich verstehen, wenn wir bedenken, dass diese Werte erhalten werden, indem wir den Unterschied vom Gesamt-N und dem unlöslichen N berechnen. Eine kleine Variabilität im Material in dieser Hinsicht oder ein kleiner Fehler in einer dieser Bestimmungen gibt gleich eine grosse Abweichung in der unlöslichen Fraktion, um so mehr, da die Werte hier so ausserordentlich gering sind. Jedenfalls soll man hierauf bei den folgenden Versuchen Rücksicht nehmen, obgleich, wie sich

herausstellen wird, die Möglichkeit, Fehler zu machen in dieser Hinsicht, gering sein wird.

b. *Versuche mit Asparagin.*

Um zu bestimmen, ob Eiweissbildung im Blatte stattfinden könnte nach Hinzufügung eines N-haltigen Stoffes, wurde zunächst Asparagin als N-Quelle verwendet. Dieser Stoff wurde darum gewählt, weil sich bei den Kulturversuchen (Abschnitt I) gezeigt hatte, dass er das Wachstum der Pflanze sehr stark beförderte. Aus der Literatur ergibt sich, dass dieser Stoff in nahezu allen höheren Pflanzen vorkommt. Über seine Bedeutung für die Pflanze ist man noch im unklaren. Es wäre überflüssig, hier die verschiedenen über diese Materie bestehenden Hypothesen zu besprechen. Ich kann mich damit begnügen auf die Werke von A. C. Chibnall (1922, 1924), Prjanischnikow (1924), K. Mothes (1926) zu verweisen.

Von direkterem Interesse für meine Versuche sind die Untersuchungen, wo künstliche Asparagin-ernährung angewendet worden ist.

W. Saposchnikow (1894) konstatierte bei abgeschnittenen Blättern von Vitis nach Applizierung von 3 und 2.5 o/oo Asparagin nach einigen Stunden eine Eiweisszunahme. Auch wurde hierbei eine Zunahme von löslichem N konstatiert.

B. Hansteen (1896,1899) stellte fest, dass bei Lemna verabfolgtes Asparagin zu Eiweiss verarbeitet wurde, wenn nur genügend Traubenzucker gegeben wurde. Er konstatiert weiter, dass bei Vicia faba und Ricinus communis das von diesen Pflanzen gebildete Asparagin schwihdet, wenn Traubenzucker appliziert wird.

Auch W. Zaleski (1901) stellte bei Verabfolgung von 0,6% Asparagin mit 5% Glucose eine Zunahme des Eiweissgehaltes bei Weizenkeimlingen fest.

Mothes (1926) fand, dass abgeschnittene, nicht zu alte Blätter von Vicia faba imstande sind im Dunkeln aus verabfolgtem Asparagin Eiweisse zu bilden, wenn nur genügend Kohlenhydrate (Glykose) vorhanden sind. Bei Kohlenhydratenhunger wird das Asparagin als solches angehäuft. Im Dunkeln wurde hierbei Eiweissabbau festgestellt.

Da, wie schon bemerkt wurde, meine Versuche meistens 4 mal 24 Stunden währten, schien es wichtig zu untersuchen, wie sich nichtbehandelte Blätter während dieser Zeit, was ihren Gehalt an Gesamt- und löslichem N. betrifft, halten würden. Um dies zu bestimmen wurden 6 Reihen von 6 abgeschnittenen Blättern genommen. Eine dieser Reihen wurde gleich analysiert, während die

5 übrigen in ein Dunkelzimmer bei 25° C. gebracht wurden. Jede 24 Stunden wurde eine dieser Reihen analysiert. Die Tabelle XX gibt einen Eindruck von den Resultaten dieses Versuches.

TABELLE XX. N-Gehalt abgeschnittener nichtbehandelter Blätter im Dunkeln bei 25° C.

| Zeit | Gesamt-N in °/oo des Frischgewichts | Unlösl.-N in °/oo des Frischgewichts | Lösl.-N in °/oo des Frischgewichts |
|---|---|---|---|
| — | 2.65 | 2.39 | 0.26 |
| 24 Stunden | 2.65 | 2.36 | 0.29 |
| 48 „ | 2.66 | 2.30 | 0.36 |
| 72 „ | 2.58 | 2.21 | 0.37 |
| 96 „ | 2.55 | 2.04 | 0.51 |
| 120 „ | 2.53 | 1.75 | 0.78 |

Aus der Tabelle zeigt sich, dass das Gesamt-N nahezu gleich bleibt, oder während der letzten 3 Tage etwas abnimmt.

Es ergibt sich weiter, dass der Gehalt des unlöslichen N sehr stark abnimmt. Offenbar werden also Eiweisse abgebaut und in lösliche Verbindungen verwandelt. Dies entspricht den Untersuchungen von Saposchnikow (1894), Schulze B. und Schütz (1909), Chibnal (1924), Mothes (1926, 1931) u.a. die alle eine Eiweissabbau während der Nacht bei den von ihnen verwendeten Objekten konstatierten. Auch K. Paech (1934) findet bei Exemplaren von Phaseolus multiflorus, die einige Tage im Dunkeln standen eine allmähliche Eiweissabnahme in den Blättern. C. Gouwentak (1929) konnte keinen Eiweissabbau während der Nacht konstatieren.

Von den obengenanten Forschern wird es für unwahrscheinlich gehalten, dass hierbei an einen direkten Einfluss des Lichtes gedacht werden muss. Vor den letzten Untersuchungen K. Mothes' (1933) wurde die Ursache namentlich in dem während der Nacht auftretenden Mangel an Kohlenhydraten gesucht. Obgleich auch von Mothes hieran gedacht wird, gelangt er zu dem Schluss, das hier vielmehr an das niedrigere $O_2$-Potential gedacht werden muss, das während der Nacht in den Zellen auftreten muss, indem keine $CO_2$-Assimilation stattfindet. Ausserdem wird das vorhandene $O_2$ zum Atmen verwendet. Hierdurch sollte dann eine Reduktion der Aktivatoren des Papaïns auftreten, welche den Eiweissabbau forcieren sollte. Gegen diese Meinung erhebt K. Paech Einspruch und er sieht im K.H. Vorrat *der* be-

grenzende Faktor im Eiweiss-stoffwechsel. Wohl glaubt er, dass das Oxygen die Eiweissbildung fördern könne, aber dann nur daher, weil Oxygen durch oxydativen Abbau Ammoniak aus den Aminosäuren entstehen lässt. Dagegen führt Mothes (1935) an, dass Ammoniak in den Pflanzen gewiss nicht immer das Ausgangsmaterial für Eiweiss-synthese ist.

Welche Faktoren bei Drosera capensis eine Rolle spielen, lässt sich nicht ohne weiteres sagen. Aus den Untersuchungen von G. Schmid (1912), J. Oosterhuis (1927) A. Giessler (1928) hat sich als feststehend ergeben, dass von Mangel an Kohlenhydraten, wenigstens an Stärke, nicht die Rede sein kann. Ob genügend Zucker vorhanden ist, ist nach den Untersuchungen von Giessler, der nur wenig von diesem Stoffe in den Blättern von Drosera capensis fand, eine Frage, die hier unentschieden bleiben muss. Nachträglich (S. 417) möchte ich nochmals auf dieses Problem zurückkommen.

1. *Versuche im Dunkeln.*

Die zu lösende Frage war nun, was nach Ernährung mit Asparagin geschehen würde. Dabei wurden N-Hungerpflanzen verwendet. In der obenbesprochenen Weise wurden die Blätter mit Asparagin behandelt. Tabelle XXI gibt einen Versuch wieder, bei dem die Blätter an den Pflanzen belassen wurden, nachdem diese mit 1,5% Asparagin behandelt und ins Dunkle bei 25° C. gestellt worden waren.

TABELLE XXI. Asparaginaufnahme bei Blättern an der Pflanze im Dunkeln bei 25° C.

| Zeit | Gesamt-N in ‰ des Frischgewichts | Unlösl.-N in ‰ des Frischgewichts | Lösl.-N in ‰ des Frischgewichts |
|---|---|---|---|
| — | 1.21 | 0.98 | 0.23 |
| 24 Stunden | 2.13 | 1.04 | 1.09 |
| 48 „ | 1.84 | 1.05 | 0.79 |
| 72 „ | 1.29 | 0.94 | 0.35 |
| 96 „ | 1.28 | 0.88 | 0.40 |

Aus dieser Tabelle ergibt sich zunächst, dass die Blätter auf dem N-freien Kulturboden einen sehr niedrigen N-Gehalt bekommen haben.

Dieser sehr niedrige N-Gehalt muss teilweise der Jahreszeit zugeschrieben werden. Der Versuch wurde in der zweiten Hälfte

von Juni angestellt, also im Sommer. Im Frühjahr oder im Herbst angestellte Versuche weisen immer einen höheren N-Gehalt auf. Die Blätter des ebenbesprochenen Versuches zeigten von allen von mir analysierten Blättern den niedrigsten N-Gehalt.

Aus dem Versuche zeigt sich weiter, dass Eiweisssynthese in Hinsicht auf Eiweissabbau nicht vorherrscht. Eher lässt sich eine Abnahme von unlöslichem N wahrnehmen. Das Gesamt-N hat nach 24 Stunden bedeutend zugenommen, was in Rechnung einer starken Zunahme des löslichen N gestellt werden muss. Nach 48 Stunden hat der N-Gehalt etwas abgenommen. Danach tritt ein starker Rückgang des N-Gehalts ein, sodass nach 96 Stunden der Ausgangswert ungefähr wieder erreicht worden ist. Der ganze Verlauf deutet darauf hin, dass das aufgenommene Asparagin, es sei als solches, es sei in der Form irgendeiner löslichen N-Verbindung, durch das Blatt transportiert wird.

Es schien darum nicht überflüssig, den Versuch noch einmal mit von den Pflanzen entfernten Blättern zu wiederholen. Es schien nicht von vornherein ausgeschlossen, dass eine Asparaginanhäufung in den Blättern Eiweissbildung zur Folge haben könnte. Es wurden deshalb 5 Blätterreihen genommen, von denen 4 mit Asparagin behandelt wurden, während eine zur Kontrolle diente. Tabelle XXII zeigt die Ergebnisse. Zunächst fällt auch hier

TABELLE XXII. Asparaginaufnahme bei abgeschnittenen Blättern im Dunkeln bei 25° C.

| Zeit | Gesamt-N in ‰ des Frischgewichts | Unlösl.-N in ‰ des Frischgewichts | Lösl.-N in ‰ des Frischgewichts |
|---|---|---|---|
| — | 1.38 | 1.17 | 0.21 |
| 24 Stunden | 2.98 | 1.15 | 1.83 |
| 48 „ | 3.74 | 1.09 | 2.65 |
| 72 „ | 3.68 | 1.12 | 2.56 |
| 96 „ | 3.33 | 1.08 | 2.25 |

wieder auf, dass die Eiweiss-synthese nicht gleichen Schritt mit der Eiweiss-abbau halten kann. Vielmehr findet eine Abnahme des unlöslichen N statt. Das Gesamt-N nimmt zunächst sehr stark zu, wonach sich schliesslich wieder ein gewisser Rückgang bemerkbar macht. Die Zunahme des Gesamt-N-Gehalts muss einer Zunahme der unlöslichen N-Fraktion zugeschrieben werden. Welchem Umstand der Rückgang nach 96 Stunden zugeschrieben werden muss, lässt sich aus den Versuchen nicht feststellen. Ich

möchte hier auf die Analogie mit dem nicht mit Asparagin behandelten Blättern hinweisen (Tab. XX), bei denen auch ein Rückgang im Gesamt-N konstatiert wurde.

Vergleichen wir nun diesen Versuch mit dem vorhergehenden, wo die Blätter an der Pflanze geblieben waren, so darf man wohl mit völliger Gewissheit sagen, *dass das aufgenommene Asparagin durch das Blatt transportiert und nach anderen Teilen der Pflanze befördert wird,* wo es nach den schönen Resultaten, welche Asparagin bei den Kulturversuchen gab, wahrscheinlich in den Stoffwechsel aufgenommen wird. Vergleicht man diese Versuche mit denjenigen wobei kein Asparagin appliziert wurde, so fällt es auf, dass der Eiweissabbau mit Asparagin weniger in den Vordergrund tritt als ohne dasselbe. Dies könnte darauf hinweisen, dass der *Eiweissabbau durch das hinzugefügte Asparagin gehemmt oder die Synthese befördert werde.*

2. *Versuche bei Licht.*

In einer vorigen Publikation wies ich darauf hin, dass sich auch bei Licht keine Eiweisssynthese wahrnehmen liess. Die Ergebnisse einiger darüber angestellten Versuche möchte ich hier mitteilen. Die Blätter waren hierbei in einem hellen Arbeitszimmer bei 17-19° C. aufgestellt. Die in Tabelle XXIII wiedergegebenen Resultate beziehen sich auf einen Versuch, bei dem die Blätter an den Pflanzen belassen wurden und also Abfuhr der löslichen N-Verbindungen stattfinden konnte.

TABELLE XXIII. Asparaginaufnahme bei Blättern an der Pflanze im Lichte bei 17—19° C.

| Zeit | Gesamt-N in °/₀₀ des Frischgewichts | Unlösl.-N in °/₀₀ des Frischgewichts | Lösl.-N in °/₀₀ des Frischgewichts |
|---|---|---|---|
| — | 1.38 | 1.20 | 0.18 |
| 24 Stunden | 1.95 | 1.19 | 0.76 |
| 48 „ | 1.95 | 1.20 | 0.75 |
| 72 „ | 1.63 | 1.19 | 0.44 |
| 96 „ | 1.39 | 1.22 | 0.17 |

Ebenso wie im Dunkeln nimmt also das Gesamt-N anfangs im Lichte zu. Die Zunahme wird verursacht, indem das lösliche N zunimmt. Später, nach 48 Stunden geht der N-Gehalt wieder zurück und nach 96 Stunden ist der Ausgangswert wieder ungefähr erreicht. Die Eiweisssynthese zeigt sich hier ungefähr

im Gleichgewicht mit dem Eiweissabbau, sodass sich von einer Abnahme von unlöslichem N, wie sie im Dunkeln vor sich ging nichts wahrnehmen lässt. Ob dies den im Lichte gebildeten Kohlenhydraten oder einem bei der $CO_2$-Assimilation entstehendem höheren $O_2$-Potential zugeschrieben werden muss, soll dahingestellt bleiben. Der Totalverlauf deutet aber wieder darauf hin, dass das Asparagin nach anderen Teilen der Pflanze befördert wird, wo es dann wahrscheinlich in den N-Stoffwechsel hineinbezogen wird.

Ein solcher Versuch wurde auch wieder mit abgeschnittenen Blättern angestellt. Tabelle XXIV zeigt den Verlauf während 96 Stunden.

TABELLE XXIV. Asparaginaufnahme bei abgeschnittenen Blättern im Lichte bei 17—19° C.

| Zeit | Gesamt-N in °/oo des Frischgewichts | Unlösl.-N in °/oo des Frischgewichts | Lösl.-N in °/oo des Frischgewichts |
|---|---|---|---|
| — | 1.46 | 1.22 | 0.24 |
| 24 Stunden | 2.27 | 1.26 | 1.01 |
| 48 „ | 2.95 | 1.27 | 1.68 |
| 72 „ | 3.11 | 1.23 | 1.88 |
| 96 „ | 3.00 | 1.20 | 1.80 |

Auch hier nimmt das Gesamt-N während der ersten 72 Stunden bedeutend zu. Danach tritt ein Rückgang ein, obgleich weniger stark als bei dem Versuch im Dunkeln. Der Eiweissabbau steht hier ungefähr mit der Synthese im Gleichgewicht. Dies ist also dem Versuche, wo die Blätter an der Pflanze blieben, gleich.

Es stellt sich heraus, dass *auch im Lichte ein Transport des applizierten Asparagins durch das Blatt nach anderen Teilen der Pflanze stattfindet. Die Eiweisssynthese steht hier nahezu mit dem Eiweissabbau im Gleichgewicht.*

Dieses Resultat weicht also von den Ergebnissen von Saposchnikow (1894) ab, der bei Vitisblättern nach Asparaginernährung im Lichte eine Eiweisszunahme konstatierte. Im Dunkeln wurde von mir, ebenso wie von Mothes (1926) eine Abnahme des Eiweissgehalts konstatiert.

3. *Asparagin und Glukose.*

Um festzustellen, ob Kohlehydrate bei der Eiweisssynthese eine Rolle spielen, wurde ein Versuch angestellt, bei dem ein Gemisch

von 1% Asparagin und 4% Glykose auf die Blätter appliziert wurde. Hierzu wurden 3 Reihen von 6 abgeschnittenen Blättern genommen, von denen eine zur Kontrolle diente. Die anderen zwei Reihen wurden, nachdem sie 48 bezw. 96 Stunden im Dunkeln bei 25° C. zugebracht hatten, analysiert. Tabelle XXV zeigt die Ergebnisse dieses Versuches.

TABELLE XXV. Asparagin 1% + Glukose 4% im Dunkeln bei 25° C.

| Zeit | Gesamt-N in ⁰/₀₀ des Frischgewichts | Unlösl.-N in ⁰/₀₀ des Frischgewichts | Lösl.-N in ⁰/₀₀ des Frischgewichts |
|---|---|---|---|
| — | 1.42 | 1.16 | 0.26 |
| 48 Stunden | 2.96 | 1.16 | 1.80 |
| 96 „ | 2.73 | 1.17 | 1.56 |

Hieraus zeigt sich also wieder, dass eine starke Zunahme des Gesamt-N stattfindet. Das mit dem Asparagin verabfolgte Glykose war offenbar nicht imstande die Eiweisssynthese und den Eiweissabbau im Gleichgewicht zu halten. Zunahme des unlöslichen N findet nicht statt, aber ebensowenig eine Abnahme.

Sowohl Hansteen (1896, 1899) als Zaleski (1901) konstatierten, ersterer bei Lemna, letzterer bei Weizenkeimlingen eine Eiweisszunahme nach Verabfolgung von Asparagin mit Glykose. Mothes (1926) fand bei Vicia faba, dass der Eiweissgehalt gleich bliebt oder zunimmt je nach dem Verhältnis der bei einer bestimmten Asparaginkonzentration applizierten Glykosemenge. So fand er nach 1 Tag Ernährung mit Asparagin 0,5%, wonach die Blätter 3 Tage in Glykose 5% gebracht wurden, eine Abnahme von Eiweiss, während er bei einem ähnlichen Versuche, bei dem 1 Tag mit 0,1% Asparagin ernährt wurde, eine Eiweisszunahme feststellte. Vielleicht wäre auch von mir Eiweisszunahme gefunden worden, wenn ich eine höhere Glykosekonzentration oder eine geringere Asparaginkonzentration gebraucht hätte.

4. *Asparagin mit Salzen.*

Oben wurde bereits erwähnt, dass von Alfred Giessler (1928) festgestellt wurde, dass Blätter von Drosera capensis nicht viel Zucker enthalten. G. Schmid (1912), Ruschmann (1914), Oosterhuis (1927) Giessler (1928) weisen weiter darauf hin, dass die Blätter viel Stärke enthalten, welche im Dunkeln nicht leicht aus den Blättern schwindet. Namentlich von den beiden letztgenannten Forschern wurde nachge-

wiesen, dass Verabfolgung von Salzen diese Stärke innerhalb weniger Tage schwinden lässt. Durch seine Untersuchungen über die Atmung gelangte Giessler zu dem Schluss, dass dies einer verstärkten Respiration zugeschrieben werden muss.

Da sich auf Grund dieser Tatsachen erwarten liess, dass nach Verabfolgung von Salzen Zucker und andere Stoffe in den Blättern entstehen würden, entschloss ich mich, zu untersuchen, wie der N-Stoffwechsel bei Verabfolgung einer Mischung von Asparagin mit Salzen sein würde. Es wurden 5 Reihen von 5 Blättern benutzt, von denen eine zur Kontrolle diente. Die 4 anderen Reihen wurden mit 1 % Asparagin, das mit einer N-freien Salzlösung vermischt worden war, wie auch bei meinen Kulturversuchen verwendet wurde (Vgl. Abschnitt I), behandelt.

TABELLE XXVI. Asparagin 1% + Salzen im Dunkeln bei 25° C.

| Zeit | Gesamt-N in $^0/_{00}$ des Frischgewichts | Unlösl.-N in $^0/_{00}$ des Frischgewichts | Lösl.-N in $^0/_{00}$ des Frischgewichts |
|---|---|---|---|
| — | 1.44 | 1.19 | 0.25 |
| 24 Stunden | 2.95 | 1.35 | 1.60 |
| 48 „ | 3.21 | 1.37 | 1.84 |
| 72 „ | 2.96 | 1.28 | 1.68 |
| 96 „ | 2.88 | 1.19 | 1.69 |

Aus Tabelle XXVI, in der die Resultate dieses Versuches wiedergegeben sind, zeigt sich, dass während der ersten 48 Stunden das Gesamt-N stark zunimmt und dass dies namentlich einer Zunahme des löslichen N zugeschrieben werden muss. Nachher tritt wieder ein Rückgang ein. Weiter fällt hier eine Zunahme des unlöslichen N während der ersten zwei Tage auf. Danach nimmt der Eiweissgehalt wieder ab.

Der Gedanke liegt auf der Hand, dass die anfängliche Eiweisszunahme dem Entstehen von Zucker und anderen Abbau-produkten von Stärke zugeschrieben werden muss. Welche Stoffe nun genau eine Rolle spielen, lässt sich aus diesem Versuche nicht erschliessen. Der später eintretende Rückgang des Eiweissgehaltes wird wahrscheinlich nicht einem Mangel an Kohlenhydraten zugeschrieben werden können, da auf Grund der in der Literatur bekannten Tatsachen, nicht angenommen werden darf, dass die Kohlenhydrate nach 48 Stunden schon aus dem Blatte geschwunden sind. J. Oosterhuis (1927) erwähnt, dass abgeschnittene Blätter von Drosera intermedia, nachdem sie 6 Tage mit Salzen

oder Insekten belegt gewesen waren, noch verhältnismässig wenig Stärke verloren hatten; bei Blättern an der Pflanze sollte schon nach zwei Tagen eine beträchliche Menge geschwunden sein. Auch G i e s s l e r (1928) erwähnt, dass nach 48 Stunden mit verschiedenen Salzen die Stärke noch nicht ganz verschwunden ist. Mangel an Kohlenhydraten wird denn auch wahrscheinlich nicht die Ursache davon sein können, dass nach 48 Stunden die Eiweissabbau über die Synthese dominiert. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass hier das $O_2$-Potential eine Rolle spielt. In den Parenchymzellen des Blattes wird die $O_2$-Spannung ziemlich schnell abnehmen, da der Versuch im Dunkeln angeordnet wurde, und also kein $O_2$ frei kam durch $CO_2$-Assimilation. Bei der Atmung, welche hier durch das Vorhandensein von Salzen noch verstärkt gewesen sein wird (Vgl. G i e s s l e r 1928), wurde das vorhandene $O_2$ schnell verbraucht. Zieht man weiter in Betracht dass die Blätter in Behälter von 500 c.c. lagen, in denen die $O_2$-Spannung ziemlich bald abgenommen haben wird, so liegt die Vermutung auf der Hand, dass die Blätter bis zu einem gewissen Grade Mangel an Sauerstoff gehabt haben. Dies würde dann mit den Versuchen von M o t h e s (1933) übereinstimmen, der hierbei an eine Reduktion der Aktivatoren des Papaïns denkt, was Eiweissabbau zur Folge hat.

c. *Versuche mit Gelatine.*

Um fest zu stellen, ob Blätter von Drosera capensis imstande sein würden mit anderen N-Verbindungen als Asparagin Eiweisssynthese zu erregen, wurden ein Paar Versuche mit Gelatine angestellt. Wie bei den Kulturversuchen (Abschnitt I) erwähnt wurde, zerfliesst Gelatine auf den Blättern und verschwindet danach, woraus geschlossen werden darf, dass es durch das Blatt aufgenommen wird. Es muss für wahrscheinlich gehalten werden, dass die Gelatine von dem ausgeschiedenen proteolytischen Enzym in verschiedene Aminosäuren und vielleicht auch Ammoniak gespalten wird. Nach C z a p e c k (1923) entstehen bei hydrolytischer Spaltung verschiedene Aminosäuren. Es soll nicht für undenkbar gehalten werden, dass das Blatt imstande wäre aus den Spaltungsprodukten Eiweisse zu bilden. Einigermassen analoge Versuche wurden van K. M o t h e s (1933) angestellt, der Hydrolysaten von von Phaseolus herrührenden Eiweissen in die Blätter dieser Pflanze hineinfiltrieren liess um die Eiweisssynthese zu untersuchen. Er fand dabei eine starke Zunahme des Eiweissgehaltes.

Zu meinen Versuchen nam ich 6 Reihen von 6 Blättern. Beim

ersten Versuch blieben die Blätter an der Pflanze. Eine der Reihen diente zur Kontrolle. Bei den anderen wurde eine 1 % Gelatinelösung auf die obere Blattseite gespritzt. Die Pflanzen wurden danach ins Dunkle bei 25° C. gebracht. Jedesmal nach 24 Stunden wurde eine Reihe analysiert.

TABELLE XXVII. Aufnahme von Gelatine im Dunkeln bei 25° C. Blätter an der Pflanze.

| Zeit | Gesamt-N in °/oo des Frischgewichts | Unlösl.-N in °/oo des Frischgewichts | Lösl.-N in °/oo des Frischgewichts |
|---|---|---|---|
| — | 1.41 | 1.21 | 0.20 |
| 24 Stunden | 1.62 | 1.17 | 0.45 |
| 48 „ | 1.80 | 1.12 | 0.68 |
| 72 „ | 1.46 | 1.14 | 0.32 |
| 96 „ | 1.35 | 1.09 | 0.26 |
| 120 „ | 1.39 | 1.09 | 0.30 |

Wie sich aus Tabelle XXVII ergibt, nimmt ebenso wie bei den Versuchen mit Asparagin das Gesamt-N während der ersten zwei Tage ziemlich stark zu, wonach wieder ein Rückgang eintritt, sodass nach 5 Tagen nicht mehr als der anfängliche Prozentsatz des N gefunden wird. Die Eiweisssynthese hält nicht gleichen Schritt mit dem Eiweissabbau. Letzterer Prozess ist stärker, sodass es eine Abnahme des unlöslichen N gibt. Der ganze Verlauf deutet wieder darauf hin, dass die Gelatine in löslicher Form hineindringt und danach durch das Blatt nach anderen Teilen der Pflanzen transportiert wird.

Das dies wirklich der Fall ist, zeigt sich, wenn derselbe Versuch mit abgeschnittenen Blättern angestellt wird. Tabelle XXVIII gibt den Verlauf eines solchen Versuches wieder.

Aus dieser Tabelle ergibt sich also auch wieder, dass der N-Gehalt nach Verabfolgung von Gelatine erst stark zunimmt. Nach 48 Stunden tritt auch hier, ebenso wie bei Asparagin ein Rückgang ein. Der aufgenommene Stickstoff wird in gelöstem Zustande wiedergefunden. Die Eiweisssynthese bleibt so ziemlich mit dem Abbau im Gleichgewicht. Dies weicht also etwas von den Versuchen ab, wo die Blätter an den Pflanzen blieben und auch von den Asparaginversuchen. Nicht unmöglich ist es, dass bei der fermentativen Spaltung von Gelatine durch Drosera capensis Stoffe auftreten, die den Eiweissabbau in den Blättern

TABELLE XXVIII. Aufnahme von Gelatine bei abgeschnittenen Blättern im Dunkeln bei 25° C.

| Zeit | Gesamt-N in $^0/_{00}$ des Frischgewichts | Unlösl.-N in $^0/_{00}$ des Frischgewichts | Lösl.-N in $^0/_{00}$ des Frischgewichts |
|---|---|---|---|
| — | 1.36 | 1.14 | 0.22 |
| 24 Stunden | 2.85 | 1.18 | 1.67 |
| 48 „ | 3.41 | 1.12 | 2.29 |
| 72 „ | 3.16 | 1.14 | 2.02 |
| 96 „ | 3.13 | 1.13 | 2.00 |
| 120 „ | 2.99 | 1.15 | 1.84 |

hemmen.

Aus diesen Versuchen hat sich also ergeben, dass *im Dunkeln bei 25° C. Gelatine in löslicher Form durch die Blätter von Drosera capensis aufgenommen wird und durch dieselben transportiert wird, ohne die Eiweisssynthese zu befördern.* Dieses Ergebnis weicht also von den obengenannten Versuchen von Mothes ab. Vielleicht muss dies der Tatsache zugeschrieben werden, dass Mothes mit hydrolytisch gespalteten Pflanzeneiweissen arbeitete, die von derselben Art herrührten, mit der die Versuche angestellt wurden, während ich mit enzymatisch gespalteter Gelatine, einem Stoffe, der gewiss als körperfremd betrachtet werden muss, arbeitete.

*d. Ein Versuch mit Insekten.*

Ein dem mit Gelatine analoges Resultat wurde mit Insekten erzielt. Darüber wurde ein Versuch mit abgeschnittenen Blättern von nicht-N-armen Pflanzen angestellt. Jedes Blatt erhielt 10 Blattläuse.

Die Blattläuse enthielten eine ziemliche Menge N. Zwei aufeinanderfolgende Versuche ergaben als N-Gehalt des Frischgewichtes 1.58% und 1.56%.

Zu diesem Versuche wurden 3 Reihen von 3 Blättern verwendet. Eine Reihe diente zur Kontrolle, wahrend die zwei anderen nach 48 bezw. 96 Stunden analysiert wurden. In Tabelle XXIX sind die Resultaten wiedergegeben. Es zeigt sich eine starke Aufnahme N-haltiger Verbindungen aus den Insekten. Das Gesamt-N bleibt hier, in Abweichung von den Versuchen mit Asparagin und Gelatine, nach 48 Stunden noch immer im Steigen begriffen. Dies lässt sich vielleicht daraus erklären, dass bei Insekten nach 48 Stunden der Vorrat beigefügtes N noch nicht erschöpft ist.

TABELLE XXIX. N-Aufnahme aus Insekten bei 25° C. im Dunkeln durch abgeschnittene Blätter.

| Zeit | Gesamt-N in °/oo des Frischgewichts | Unlösl.-N in °/oo des Frischgewichts | Lösl.-N in °/oo des Frischgewichts |
|---|---|---|---|
| — | 2.19 | 1.80 | 0.39 |
| 48 Stunden | 3.73 | 1.77 | 1.96 |
| 96 „ | 3.97 | 1.64 | 2.33 |

*Das aufgenommene N wird als lösliches N im Blatte wiedergefunden. Von einer Eiweisszunahme ist gar nicht die Rede,* eher lässt sich ein Rückgang des unlöslichen N konstatieren.

Ein versuch, bei dem die Blätter an der Pflanze belassen wurden, ist hier nicht angestellt worden. Die Versuche mit Asparagin und Gelatine in Betracht genommen darf aber wohl angenommen werden, dass aus den Insekten aufgenommene N-Verbindungen durch die Blätter nach anderen Teilen der Pflanze transportiert werden.

e. *Versuche mit Kaffeïn.*

Schliesslich wurden noch Versuche mit Kaffeïn, einem vollkommen körperfremden Stoffe, der aber wohl in anderen Pflanzen gefunden wird, angestellt. Th. Weevers erwähnt u.a. die Genera Thea, Coffea, Theobroma, Kola, Ilex und Paullinia. Für die Literaturbesprechung kan ich auf den genannten Autor verweisen (1933). Nach Weevers entsteht Kaffeïn bei den genannten Genera bei dem Abbau von Eiweissstoffen. In Pflanzenteilen wo die Eiweissdissimilation am stärksten ist, wird die grösste Menge Kaffeïn gefunden. In alten Blättern wird wenig mehr gefunden. Dieser Schwund muss nicht einem Transport qua talis nach der Rinde und ebensowenig einem Ausatmen flüchtiger N-Verbindungen, sondern einer Verwandlung in andere Stoffe, die nach anderen Teilen der Pflanze transportiert und dort wieder in den Eiweissstofwechsel aufgenommen werden, zugeschrieben werden [1]).

Versuche mit Kaffeïn sind, soweit mir bekannt, nur von W. Zaleski (1900) zu diesem Zweck absichtlich angestellt worden. Er konstatierte bei Weizenkeimlingen nach Verabfolgung von Kaffeïn eine Abnahme im Eiweissgehalt.

[1]) Bei meinen Kulturversuchen starben die Pflanzen nach wiederholter Ernährung mit Kaffeïn 1% ab (Vgl. S. 373). Dies weist darauf hin, dass dieser Stoff hier nicht in den Stoffwechsel aufgenommen wurde, obgleich er wohl aufgenommen und transportiert wird.

Bei den von mir angestellten Versuchen mit Kaffeïn, wurden wieder 5 Reihen von 5 Blättern verwendet. Eine dieser Reihen diente zur Kontrolle, während die anderen mit 1% Kaffeïn behandelt wurden. Die Versuche waren wieder im Dunkeln bei 25° C. angeordnet. Tabelle XXX gibt den Verlauf eines Versuches, bei dem die Blätter an den Pflanzen belassen wurden.

TABELLE XXX. Kaffeïnaufnahme bei Blättern an den Pflanzen im Dunkeln bei 25° C.

| Zeit | Gesamt-N in °/oo des Frischgewichts | Unlösl.-N in °/oo des Frischgewichts | Lösl.-N in °/oo des Frischgewichts |
|---|---|---|---|
| — | 1.38 | 1.10 | 0.28 |
| 24 Stunden | 1.94 | 0.98 | 0.96 |
| 48 „ | 2.55 | 0.83 | 1.72 |
| 72 „ | 2.17 | 0.83 | 1.34 |
| 96 „ | 2.05 | 0.84 | 1.21 |

Es zeigt sich, dass das Gesamt-N während der ersten 48 Stunden im Zunehmen begriffen bleibt, wonach ein Rückgang eintritt. Dieser Rückgang ist nach 96 Stunden noch lange nicht so weit als bei Asparagin und Gelatine wahrgenommen wurde. Bei letztgenannten Stoffen war nach 96 Stunden nahezu alles aufgenommene N wieder aus den Blättern geschwunden, während bei Kaffeïn noch eine gehörige Menge übrig ist.

Es ist nicht unmöglich, dass hier an einer chemischen Bindung des Kaffeïns in den Zellen und zwar besonders in der Vakuole gedacht werden muss. Schon öfters wies ich auf das Phänomen der Granulation hin, das mit Kaffeïn auftritt und wobei ein Niederschlag in den Vakuolen auftritt. Wahrscheinlich findet dabei eine chemische Bindung des Kaffeïns an die in der Vakuole vorhandenen Eiweissstoffe statt, die sich nach Bokorny (1889) und Erna Janson (1920) im labilen Zustande befinden sollten. Wie dem auch sei, es ist wahrscheinlich, dass das Kaffeïn in dieser Weise gebunden wird und also langsamer als Asparagin und die Spaltungsprodukte von Gelatine abgeführt wird. Was die Eiweisse betrifft, ist der Abbau stärker als die Synthese. Eine starke Abnahme des Gehaltes an unlöslichem N fällt besonders sofort in die Augen. In dieser Hinsicht stimmt der Versuch also mit dem Zaleskis überein.

Die Ergebnisse eines Versuches, wo bei übrigens gleichen Umständen, 1% Kaffeïn auf abgeschnittene Blätter appliziert wurde,

TABELLE XXXI. Kaffeïnaufnahme bei abgeschnittenen Blättern im Dunkeln bei 25° C.

| Zeit | Gesamt-N in $^0/_{00}$ des Frischgewichts | Unlösl.-N in $^0/_{00}$ des Frischgewichts | Lösl.-N in $^0/_{00}$ des Frischgewichts |
|---|---|---|---|
| — | 1.45 | 1.22 | 0.23 |
| 24 Stunden | 2.73 | 1.17 | 1.56 |
| 48 „ | 3.63 | 0.94 | 1.69 |
| 72 „ | 3.90 | 0.89 | 3.01 |
| 96 „ | 3.58 | 0.78 | 2.80 |

findet man in Tabelle XXXI. Während der ersten 72 Stunden fällt eine starke Zunahme des Gesamt-N auf. Danach tritt auch hier, ebenso wie bei Asparagin und Gelatine ein Rückgang ein. Vergleichen wir diese Tabelle mit der vorigen, so zeigt sich, dass die Aufnahme stärker ist und länger andauert, woraus also erschlossen werden darf, dass beim vorigen Versuche gewiss Abtransport statt gefunden hat. Ob das Kaffeïn qua talis abgeführt wird, lässt sich aus den Versuchen nicht erschliessen. Die Eiweisssynthese ist auch bei diesem Versuche wieder geringer als der Abbau. Dies hat eine starke Zunahme des löslichen N zur Folge.

Es hat sich also ergeben, dass *Kaffeïn leicht durch das Blatt aufgenommen wird, aber in langsamerem Tempo als Asparagin und die Spaltungsprodukte von Gelatine nach anderen Teilen der Pflanze befördert wird. Nach Aufnahme von Kaffeïn ist der Eiweissabbau viel stärker als die Eiweisssynthese.*

f. *Die Transportbahnen durch die Blattstiele.*

Im vorigen Abschnitte wurde nachgewiesen, dass der Transport der aufgenommenen Stoffe, durch die Tentakel von Drosera capensis, durch das Parenchymgewebe stattfindet. Im Zusammenhang damit schien es nicht uninteressant zu untersuchen, auf welchen Bahnen die Stoffe aus dem Blatte entfernt werden, um so mehr da die Insektivoren eine Pflanzengruppe bilden, die in der Natur Stoffe durch die Blätter aufnimmt und diese, wie sich aus den behandelten Versuchen herausgestellt hat, nach anderen Teilen der Pflanze abtransportiert.

Es würde zu weit führen eine eingehende Literaturbesprechung zu geben über den Stofftransport aus den Blättern. Diese würde auch überflüssig sein, da gerade während der letzten Jahre ausführliche Literaturbesprechungen gegeben worden sind u.a. von E. Münch (1930), Maskell und Mason (1929, 1930, 1931),

W. Schumacher (1930, 1933), Curtis (1935).

Maskell und Mason wiesen mit Sicherheit nach, dass der innere Teil der Rinde als Transportbahn der Assimilaten betrachtet werden muss. W. Schumacher (1930) wies, einerseits auf Grund von Versuchen, bei denen durch operatives Eingreifen nur das Phloëm übrig blieb und anderseits durch Blockierung der Siebröhren durch Kallusbildung infolge einer Applizierung von Eosin, nach, dass das Phloëm in den Blattstielen von Pelargonium die Transportbahn für die Assimilaten bildet und zwar besonders die Siebröhren. Später (1933) wies er durch seine Versuche mit Fluoreszeïn noch einmal nach, dass dieser Stoff durch die Siebröhren befördert wird.

Mit der Methode der Eosinreaktion von Schumacher habe ich festzustellen versucht, ob durch die Blätter aufgenommenes Asparagin durch die Siebröhren oder auf andere Weise transportiert wurde.

Es wurde von 6 Reihen von 6 Blättern ausgegangen. Die Blätter blieben an den Pflanzen, welche in einem Dunkelzimmer bei 25° C. aufgestellt waren. Auf die Blätter wurde Eosin 1 auf 50000 appliziert. Nach 4 Tage wurden etwaïge Reste hiervon entfernt und wurden die Blätter von 1.5% Asparagin versehen, während eine Reihe unbehandelt blieb und zur Kontrolle diente. Die andere Reihen wurden jedesmal nach 24 Stunden analysiert. Tabelle XXXII gibt einen Eindruck von den erzielten Resultaten.

TABELLE XXXII. Versuch mit Eosin.

| Behandlung der Blätter | Zeit | N in °/oo des Frischgewichts | Zunahme |
|---|---|---|---|
| Vorbehandlung mit Eosin 1 auf 50000 auf den Blättern während 4 Tage. Danach Asparagin 1.5% Im Dunkeln 25° C. | — | 1.29 | |
| | 24 Stunden | 1.70 | 0.41 |
| | 48 „ | 1.80 | 0.51 |
| | 72 „ | 1.86 | 0.57 |
| | 96 „ | 1.98 | 0.69 |
| | 120 „ | 1.86 | 0.57 |

Die zwei folgenden Versuche wurden auf etwas andere Weise ausgeführt. Hier wurden die Blätter mit ihrer Spitze in die Eosinlösung gebracht, und das Ende dieses Spitzchens abgeschnitten. Drei Tage nachher wurden die Blätter aus dem Eosin entfernt und wurde Asparagin 1.5% auf die Blätter gebracht. Bei diesen beiden Versuchen wurde von 3 Reihen von 6 Blättern ausgegangen. Eine von denen diente zur Kontrolle, von den beiden andern

TABELLE XXXIII. Versuche mit Eosin.

| Behandlung der Blätter | Zeit | N in $^{0}/_{00}$ des Frischgewichts | Zunahme |
|---|---|---|---|
| Angeschnittene Blattspitzchen in Eosin 1 auf 50000 während 3 Tage. | — | 1.42 | |
| | 48 Stunden | 2.07 | 0.65 |
| | 96 „ | 2.59 | 1.17 |
| Danach mit Asparagin 1.5% behandelt. | — | 1.36 | |
| | 48 Stunden | 1.78 | 0.42 |
| | 96 „ | 2.09 | 0.73 |

wurde der N-Gehalt nach 48 bezw. 96 Stunden bestimmt. Tabelle XXXIII gibt die Resultate.

Zu einer Besprechung dieser Ergebnisse ist eine Vergleichung mit Tabelle XXI S. 412 und Tabelle XXII S. 413 nötig. Erstgenannte Tabelle gibt den selben Versuch als den ebenbesprochenen, jedoch ohne Vorbehandlung mit Eosin. Es zeigte sich hierbei, dass nach 96 Stunden ungefähr der gleiche Gehalt an Gesamt-N gefunden wurde als bei der Kontrolle, sodass angenommen werden durfte, dass das aufgenommene Asparagin aus dem Blatte abtransportiert worden war. Gewiss ist dies mit allen 3 Versuchen, wobei die Blätter vorab mit Eosin behandelt wurden, nicht der Fall. Nach 96 und sogar nach 120 Stunden ist der N-Gehalt noch viel höher als bei der Kontrolle. Dies deutet also auf eine Hemmung des Abtransports aus dem Blatte hin.

Vergleichen wir die Ergebnisse aber mit denen von Tabelle XXII S. 413, wo mit abgeschnittenen Blättern gearbeitet wurde und die Abfuhr also völlig gehemmt worden war, so zeigt sich, dass die Zunahme des N-Gehalts dort viel stärker ist als bei Blättern, die mit Eosin behandelt worden waren. Daraus muss geschlossen werden, dass mit Eosin die Abfuhr nicht völlig gehemmt war, sondern dass noch Asparagin abgeführt wurde. Eine andere Auffassung, dass die Aufnahme von Asparagin langsamer verläufe nach Vorbehandlung mit Eosin, sieht nicht sehr wahrscheinlich aus, da die Aufnahme durch parenchymatisches Gewebe geschieht und von einer Hemmung von Aufnahme und Transport durch Parenchym nichts bekannt ist. Ausserdem liess sich nach 96 Stunden nicht mehr Asparagin auf den Blättern wahrnehmen als bei nicht mit Eosin behandelten Pflanzen. Eher muss denn auch angenommen werden, dass die Abfuhr nicht völlig gehemmt war. Dazu sind zwei Erklärungen möglich. Zunächst könnte es sein, dass die Siebröhren nicht völlig geschlossen waren, sodass noch Abfuhr

geschehen konnte. Dies wurde nicht mikroskopisch untersucht. Dass das Eosin jedoch irgendeine Wirkung ausübte, zeigte sich wohl hieraus, dass ein paar Mal nach Eosinbehandlung ein Blattstiel auf ± 1.5 cm. Entfernung von der Blattlamina dunkelbraun gefärbt war über eine Entfernung von etwa 0.5 cm., ohnedass jedoch die Turgeszenz dabei verloren gegangen war.

Zweitens gibt es die Möglichkeit, dass das aufgenommene Asparagin aus den Siebröhren getreten und durch das Parenchym weiter geführt worden ist. Welche von diesen beiden Erklärungen die richtige ist, lässt sich nicht aus den Versuchen schliessen. Jedenfalls darf es festgestellt werden, *dass die Siebröhren sicher eine grosse Rolle beim Transport des aufgenommenen Asparagins spielen.*

Die Versuche wurden angestellt im Laboratorium für Pflanzenphysiologie der Universität Groningen. Zum Schluss spreche ich Herrn Prof. Dr. W. H. Arisz nicht nur für die stete Förderung und anregende Kritik, welche er meiner Arbeit zu teil werden liess, sondern auch für die warme Anteilnahme, welche er meinen persönlichen Interessen entgegen brachte, meinen aufrichtigsten Dank aus.

## ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE.

In Abschnitt I werden die Ergebnisse einiger vergleichenden Kulturversuche mit Drosera capensis behandelt. Dabei liessen sich die folgenden Tatsachen feststellen:

Drosera capensis weist auf ausgespültem Torfmull, also auf einem salzarmen Nährboden geringes Wachstum auf (S. 367) d.h. es bilden sich wohl einige neue Blätter, aber diese bleiben sehr klein.

Dasselbe ist der Fall, wenn diesem Kulturboden eine N-freie Nährlösung beigefügt wird. Auch wenn destilliertes Wasser in den Boden und eine organische N-Verbindung (Asparagin, Pepton) auf die Blätter getan wird, liess sich nur ein sehr geringes Wachstum wahrnehmen, woraus sich erschloss, dass nicht nur Stickstoff, sondern auch andere für das Wachstum erforderliche Elemente im Kulturboden fehlten.

Nach Verabfolgung einer Knopschen Lösung im Boden liess sich ein gutes Wachstum wahrnehmen. Hieraus zeigt sich, dass Drosera capensis die für sein Wachstum erforderlichen Elemente ganz gut mit seinem Wurzelsystem aus dem Boden beziehen kann und also, wenn genügend Nährsalze im Boden vorhanden sind, nicht von Insektenfang abhängig ist. Dasselbe wurde schon von frühern Forschern festgestellt.

Wenn nur Stickstoff im Boden fehlt, so kann dieser N-Mangel

ergänzt werden durch Applizierung von organischen N-Verbindungen wie Asparagin und Pepton (Tab. II und III S. 367 und 374). Glykokoll und Ureum (Tab. III S. 374).

Auch auf die Blätter verabfolgte anorganische Verbindungen (Nitrat und Ammoniumverbindungen) haben einen günstigen Einfluss auf das Wachstum. Dass der Erfolg hiermit bei meinen Versuchen nicht grösser war, muss wahrscheinlich der Tatsache zugeschrieben werden, dass die verabfolgten Mengen zu gering gewesen sind.

Dass nicht nur N-Verbindungen sondern auch andere erforderliche Nährsalze durch die Blätter aufgenommen werden können, ergibt sich wohl daraus, dass bei Ernährung auf die Blätter mit einer Knopschen Lösung oder mit einer Nährlösung, in der $NH_3$ als N-Quelle vorhanden war, die Pflanzen besser gediehen. Noch besser zeigte sich dies an einem Versuch, bei dem $NaNO_3$ im Boden appliziert wurde, während eine N-freie Lösung auf die Blätter getan wurde, wonach ein sehr gutes Wachstum entstand. Ein gleich gutes Resultat wurde erzielt durch Ernährung auf die Blätter mit einer N-freien Salzlösung, der eine 0.5% Asparaginlösung beigefügt war. (Tab. III S. 374).

Eine mit destilliertem Wasser, einer N-freien Nährlösung und einer Knopschen Lösung im Boden kombinierten Insektenernährung auf die Blätter wurde angewendet. In allen drei Fällen wurde ein fast gleich gutes Resultat erzielt. Daraus darf im Zusammenhang mit den obenbesprochenen Ergebnissen gefolgert werden, dass aus Insekten nicht nur N sondern auch andere Elemente aufgenommen werden.

Bei Ernährung mit Gelatine und Glutin auf die Blätter treten Abnormitäten auf n.l. eine Degeneration der Tentakel. (S. 370 ff).

In Abschnitt II werden Untersuchungen über die Aufnahme N-haltiger Verbindungen durch die Blätter von Drosera capensis erwähnt. Die Versuche waren quantitativ.

Bei der Ausarbeitung der Methodik ergab sich, dass junge Blätter einen höheren N-Gehalt haben als ältere. (Tab. V S. 385).

Mit der ausgearbeiteten Methode konnte nachgewiesen werden, das Asparagin sowohl durch die Tentakel wie durch die Rückseite des Blattes aufgenommen werden kann. (S. 369 ff).

Die aufnahme durch die Tentakel wurde näher untersucht. Es zeigte sich, dass die Temperatur einen bedeutenden Einfluss auf die Aufnahme hat in dem Sinne, dass bei höherer Temperatur die Aufnahme beträchtlich grösser ist. (S. 390 ff).

Es liess sich feststellen, dass die Aufnahme bei einer höheren Konzentration des verabfolgten Stoffes grösser ist als bei einer

geringeren Konzentration der Aussenlösung; dass aber die Aufnahme nicht proportional dieser Konzentration ist. Die Aufnahme aus einer 1.5% Asparaginlösung beträgt in 40 Stunden wenig mehr als aus einer 0.375% Lösung. (S. 392).

Was die Aufnahme in der Zeit anbelangt (S. 393 ff), so ergab sich, dass bei 25° C. im Dunkeln die Aufnahme während der ersten sechs Stunden aus einer Aussenlösung von 1.5% Asparagin gering sei, eine Tatsache, welche sich hauptsächlich auf eine schwächere Aufnahme während der ersten 3 Stunden zurückführen lässt. Es muss angenommen werden, dass irgendein Prozess dabei limitierend auf die Aufnahme wirkt. Bei näherer Analyse zeigte sich, dass dieser begrenzende Prozess wenig abhängig von der Temperatur und der Konzentration der Aussenlösung ist.

Während der zweiten sechs Stunden ist die Aufnahme bei 25° C. in einer Aussenlösung von 1.5% viel höher als während der ersten sechs Stunden. Während dieses Zeitintervalls übt die Temperatur bezw. die Aussenkonzentration sehr deutlich seinen Einfluss auf die Aufnahme aus.

Während der weiteren Zeit ist die Aufnahme bei 25° C. und einer Aussenlösung von 1.5% wieder geringer, was darauf hindeutet, dass ein Gleichgewichtszustand erreicht worden ist. Bei niedriger Temperatur (15° C.) bezw. geringerer Konzentration (0.375%) setzt sich die Aufnahme nach dem zweiten Intervall von 6 Stunden ziemlich unverändert fort, sodass von einem Erreichen eines Gleichgewichtszustandes noch nicht die Rede ist.

Es hat sich herausgestellt, dass nicht alle Stoffe gleich schnell durch die Tentakel aufgenommen werden. Es wurde festgestellt, dass die Aufnahme von Kaffeïn viel schneller verläuft als die von Asparagin. (S. 397). Nicht unmöglich ist es, dass dies im Zusammenhang steht mit den Bahnen, auf denen der Transport der Stoffe stattfindet.

Bei Entfernung der Drüsenköpfchen zeigte sich die Aufnahme je Oberfläche-einheit grösser als wenn die Köpfchen nicht entfernt waren. (S. 398). Dies könnte auf eine aktiv regulierende Wirkung des Drüsenköpfchens auf die Aufnahme hindeuten.

Durch Narkose wird sowohl die Aufnahme von Asparagin wie von Kaffeïn gehemmt. (S. 399). Die Hemmung zeigte sich stärker bei Asparagin als bei Kaffeïn. Dieser Unterschied wurde mit einem etwaïgen Unterschied in den Transportbahnen in Zusammenhang gebracht. Es wurde n.l. festgestellt, dass nicht alle Stoffe auf demselben Weg transportiert werden. Kaffeïn wird grossenteils durch die Vakuole transportiert. (Vgl. A l i K o k). Fluoreszeïn wurde durch das Protoplasma befördert. Es ist nicht

unwahrscheinlich, dass dies auch mit Asparagin der Fall ist. Hieraus liesse sich sowohl der Unterschied in Aufnahme wie der Unterschied im Einfluss der Narkose auf die Aufnahme erklären.

Abschnitt III handelt von der Frage, ob die aufgenommenen N-Verbindungen im aufnehmenden Blatte in den Prozess des Stoffwechsels aufgenomen, oder nach andern Teilen der Pflanze abtransportiert werden. Die Versuche dauerten meistens einige Tage.

Bei abgeschnittenen, nichtbehandelten Blättern liess sich im Dunkeln bei 25° C. nach 96 Stunden eine schwache Abnahme des Total-N feststellen. Weiter zeigte sich hierbei der Eiweissabbau stärker als der Eiweissaufbau. (S. 409).

Es stellte sich heraus, dass auf das Blatt in einer wässerigen 1.5% Lösung appliziertes Asparagin sowohl bei Licht wie im Dunkeln schnell durch die Blätter aufgenommen und nach anderen Teilen der Pflanze transportiert wird. Der Eiweissgehalt bleibt nahezu oder völlig gleich, woraus sich erschliessen lässt, dass das aufgenommene Asparagin den Eiweissabbau hemmt. (S. 410).

Auch wenn 4% Glukose einer 1.5% Asparaginlösung hinzugefügt wurde, so konnte dies den Eiweissaufbau nicht über den Eiweissabbau dominieren lassen. (S. 416).

Abgeschnittene Blätter wiesen nach Verabfolgung einer 1.5% Asparaginlösung, welcher einige anorganische N-freie Salze beigefügt waren, im Dunkeln bei 25° C. anfangs eine Zunahme des Eiweissgehalts auf. Nachher nahm dieser Gehalt wieder ab, vielleicht infolge eines zu niedrigen $O_2$-Potentials. (S. 416 ff).

Auf die Blätter applizierte Gelatine wird aufgenommen und im Blatte zurückgefunden in der Form löslicher N-Verbindungen. Die Eiweissbildung wiegt hier auch wieder den Eiweissabbau so ziemlich auf. Die N-Verbindungen werden nach andern Teilen der Pflanze befördert. (S. 418 ff).

Insekten ergaben so ziemlich dasselbe Resultat wie Gelatine. (S. 420).

Etwas abweichende Ergebnisse wurden mit Kaffeïn erzielt. Dieser Stoff wurde schnell aufgenommen aber viel träger abgeführt als Asparagin. Nicht unwahrscheinlich ist es, dass dies daher rührt, dass Kaffeïn chemisch gebunden wird. (Granulation). Der Eiweissabbau ist nach Verabfolgung von Kaffeïn viel stärker als der Eiweissaufbau. (S. 421 ff).

Versuche mit Eosin (Schumacher) zeigten dass namentlich die Siebgefässe eine bedeutende Rolle bei der Abfuhr der durch die Blätter aufgenommenen Stoffe spielen. (S. 423 ff).

Groningen, Laboratorium für Pflanzenphysiologie, 1936.

# LITERATUR.

Åkerman, Å. Untersuchungen über die Aggregation in den Tentäkeln von Drosera rotundifolia. Botaniska Notizer 1917.
Behre, K. Physiologische und zytologische Untersuchungen über Drosera. Planta 7, 1929.
Bergmann, M. und Zervas, L. Eiweissstoffe in Klein's „Handbuch der Pflanzenanalyse" IV—1, 1933.
Bokorny, Th. Ueber Aggregation. Jahrb. f. wiss. Bot. 20, 1889.
Borodin, I. P. Ueber die physiologische Rolle und die Verbreitung des Asparagins im Pflanzenreiche. Bot. Zeit. 36, 1878.
Büsgen, M. Die Bedeutung des Insektenfanges für Drosera rotundifolia L. Bot. Zeit. 41, 1883.
——— Ueber die Art und Bedeutung des Thierfanges bei Utricularia vulgaris L. Ber. d.d. bot. Ges. VI, 1883.
Candolle, C. de. Sur la structure et les mouvements des feuilles du Dionaea muscipula. Arch. d. sc. phys. et nat. LV, 1876.
Chibnall, A. C. Diurnal variations in the total nitrogen content of foliage leaves. Ann. of Bot. 37, 1923.
——— Investigations on the nitrogenous metabolism of higher plants. IV. The rôle of asparagin in the metabolism of the mature plant. Bioch. Journ. XVIII, 1924.
Coelingh, W. M. Over stoffen die invloed uitoefenen op de aggregatie van Drosera. Diss. Utrecht 1929.
Correns, C. Zur Physiologie von Drosera rotundifolia. Bot. Zeit. 54, 1896.
Cramer, C. Ueber die insectenfressenden Pflanzen. Vortr. Zürich 1876.
Curtis, Otis F. The translocation of solutes in plants. New York and Londen 1935.
Czapeck, F. Die Biochemie der Pflanzen. 2e Aufl. Jena 1921.
Darwin, Ch. Insectivorous plants. 1875.
Darwin, Fr. Experiments on the nutrition of Drosera rotundifolia. Journ. Linn. soc. Bot. XVII, 1878.
Diels, L. Blattrhizoiden bei Drosera. Ber. d. d. Bot. Ges. XXIV, 1906.
Drude, O. Die insectenfressenden Pflanzen in Schenk's „Handbuch der Botanik". 1881.
Ellis, J. Smiths correspondence of Linnaeus. I.
Fenner, C. A. Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insectivoren. Flora 93, 1904.
Gardiner, W. On the phenomena accompanying stimulation of the gland cells in the tentacles of Drosera dichotoma. Proc. royal. soc. of Londen. XXXIX, 1886.
Giessler, A. Einfluss von Salzlösungen auf die Stärkeverarbeitung bei Drosera. Flora 123, 1928.
Goebel, K. Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg 1893.
Gouwentak, C. A. Untersuchungen über den N-Stoffwechsel bei Helianthus annuus L. Rec. d. trav. bot. néerl. XXVI, 1929.
Groenland, J. Note sur les organes glanduleux du genre Drosera. Ann. d. sc. nat. IV série Bot. III, 1855.
Haberlandt, G. Physiologische Pflanzenanatomie 2e Aufl. Leipzig 1896.
Hansteen, B. Ueber Eiweisssynthese in grünen Phanerogamen. Jahrb. f. wiss. Bot. 33, 1899.

—— Beiträge zur Kenntnis der Eiweissbildung und der Bedingungen der Realisierung dieses Prozesses im phanerorgamen Pflanzenkörper. Ber. d. d. bot. Ges. XIV, 1896.

Heinricher, E. Zur Kenntnis von Drosera. Zeitschr. des Ferdinandeums f. Tirol 1902.

Hiltner, E. Wasserkultur- und Vegetationsversuch in Honkamps „Handbuch der Pflanzenernährung und Düngerlehre I. Berlin 1931.

Hooker, C. B. Address to the department of zool. and bot. of the Brit. assoc. Belfast 1875.

Huie, L. H. Changes in the cell-organs of Drosera rotundifolia produced by feeding with egg-albumen. Quart. Journ. microsc. sci. XXXIX, 1897.

—— Further study of cytological changes produced in Drosera. Ibid. XLII, 1899.

Janson, E. Studien über die Aggregationserscheinungen in den Tentakeln von Drosera. Beih. bot. Centralbl. 37, 1920.

Jost, Benecke, u. Pflanzenphysiologie I. 4e Aufl. Jena 1924.

Kellermann, Ch. und Raumer, E. von Vegetationsversuche an Drosera rotundifolia mit und ohne Fleischfütterung. Mitgetheilt von M. Reess. Bot. Zeit. 36, 1878.

Kok, A. C. A. Ueber den Transport von Kaffein und Li $NO_3$ durch parenchymatisches Gewebe. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam XXXV, 1932.

—— Ueber den Transport körperfremden Stoffe durch parenchymatisches Gewebe. Rec. d. trav. bot. Néerl. XXIX, 1932.

Konopka, K. und Ziegenspeck, H. Die Kerne des Drosera-Tentakels und die Fermentbildung. Protopl. VII, 1929.

Maskell, E. J. and Mason T. G. Studies on the transport of nitrogenous substances in the cotton plant. I. Preliminary observations on the downward transport of nitrogen in the stem. Ann. of Bot. 43, 1929 S. 205.

—— II. Observations on the concentration gradients. Ibid. 43, 1929 S. 615.

—— III. The relation between longitudinal movement and concentration gradients in the bark. Ibid. 44, 1930 S. 1.

—— IV. The interpretation of the effects of ringing, with special reference to the lability of nitrogen compounds of the bark. Ibid. 44, 1930 S. 233.

Mes, M. G. Fisiologiese siektesimptome van tabak. Diss. Utrecht 1930.

Morren, E. La theorie des plantes carnivores et irritables. Lecture faite à la séance publique annuelle de la classe des sciences de l'academie royale. 2e Aufl. 1876.

Mothes, K. Ein Beitrag zur kenntnis des N-Stoffwechsels höheren Pflanzen. Planta 1, 1926.

—— Zur kenntnis des N-Stoffwechsels höheren Pflanzen. Planta 12, 1931.

—— Sauerstoffpotential und Eiweissumsatz im Laubblatte. Flora 128, 1933.

—— Fortschritte der Botanik IV, 1935.

Münch, E. Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Jena 1930.

Nitschke, Th. Anatomie des Sonnenthaublattes (Drosera rotundifolia L.) Bot. Zeit. 19, 1861.

Oosterhuis, J. Over de invloed van insectenvoeding op Drosera. Diss. Groningen 1927.

Oudman, J. Nährstoff-aufnahme und Transport durch die Blätter von Drosera capensis L. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam. XXXVIII, 1935.

Paech, K. Zur natürlichen Regulation des Eiweissstoffwechsels in Pflanzen. Planta 22, 1934.

Pfeffer, W. Osmotische Untersuchungen. Leipzig 1877.
—— Ueber fleischfressende Pflanzen und über die Ernährung durch Aufnahme organischer Stoffe überhaupt. Landwirtsch. Jahrb. 6, 1877.
Pregl, F. Die quantitative organische Mikroanalyse. 2e Aufl. 1923.
Prianichnikov, M. Sur le role de l'asparagin dans les transformations des matières azotées chez les plantes. Rev. gen. bot. 36, 1924.
—— Ueber den Aufbau und Abbau des Asparagins in den Pflanzen. Ber. d. d. bot. Ges. XL, 1922.
Rees, M. und Will, H. Einige Bemerkungen über „fleischessende" Pflanzen. Bot. Zeit. 33, 1875.
Regel, E. Sogenannte fleischfressende Pflanzen. Gartenflora 25, 1876.
—— Ibid. 1878.
—— Fütterungsversuche mit Drosera longifolia Sm. und Drosera rotundifolia L. Ibid 28, 1879. Bot. Zeit. 37, 1879.
Robinson, W. J. Experiments upon Drosera rotundifolia as to its protein-digesting power. Torreya IX, 1909. Ref. Bot. Zentralbl. CXIII, 1910.
Rosenberg, O. Physiologisch-cytologische Untersuchungen über Drosera rotundifolia L. Diss. Bonn 1899.
Roth, A. W. Von der Reizbarkeit des sogenannten Sonnenthau's. Beitr. zur Bot. I, 1782.
Ruhland, W. und Hoffmann C. Die Permeabilität von Beggiatoa mirabilis. Ein Beitrag zur Ultrafiltertheorie des Plasmas. Flora 120, 1926.
Ruschmann, G. Zur Oekologie von Pinguicula und Drosera. Diss. Jena 1914.
Saposchnikow, W. Eiweissstoffe und Kohlehydrate der grünen Blätter als Assimilationsprodukte. Tomsk 1894. Ref. Bot. Zentralbl. LXIII, 1895.
Schimper, A. F. W. Notizen über insektenfressende Pflanzen. Bot. Zeit. 40, 1882.
Schmid, G. Beiträge zur Oekologie der insektivoren Pflanzen. Flora 104, 1912.
Schönfelder, S. Weitere Untersuchungen über die Permeabilität von Beggiatoa mirabilis, nebst kritischen Ausführungen zum Gesamtproblem der Permeabilität. Planta 12, 1931.
Schreber, J. C. D. John Ellis, de Dionaea muscipula. Erlangen 1771.
Schumacher, W. Ueber die Beziehungen zwischen Eiweissgehalt und Chloroplastengrösse in den Blättern von Pelargonium zonale. Jahrb. f. wiss. Bot. 70, 1929.
—— Untersuchungen über die Lokalisation der Stoffwanderung in den Leitbündeln höherer Pflanzen. Ibid. 73, 1930.
—— Untersuchungen über die Wanderung des Fluoreszeïns in den Siebröhren. Ibid. 77, 1933.
Schulze, B. und Schütz, J. Die Stoffwandlungen in den Laubblättern des Baumes, insbesondere in ihren Beziehungen zum herbstlichen Blattfall. Landwirtsch. Vers. Stat. 71, 1909.
Stahl, E. Der Sinn der Mycorhizenbildung. Jahrb. f. wiss. Bot. 31, 1900.
Trécul, A. Organisation des glandes pédicellées des feuilles du Drosera rotundifolia. Ann. d. sc. nat. IV série. Botanique. III, 1855.
Ullrich, A. Die Rolle der Chloroplasten bei der Eiweissbildung in den grünen Pflanzen. Zeitschr. f. wiss. Bot. XVI, 1924.
Vries, H. de Ueber die Aggregation im Protoplasma von Drosera rotundifolia. Bot. Zeit. 44, 1886.
Weevers, Th. Das Vorkommen des Ammoniaks und der Ammonsalze in den Pflanzen. Rec. d. trav. bot. Nèerl. XIII, 1916.

——— Die Pflanzenalkaloide. Phytochemisch und physiologisch betrachtet. Ibid. XXX, 1933.

Weyland, H. Zur Ernährungsphysiologie mykotropher Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 51, 1912.

White, J. The proteolytic enzyme of Drosera. Proc. Royal Soc. of Londen. LXXXIII, 1911.

Zaleski, W. Die Bedingungen der Eiweissbildung in den Pflanzen. Charkow 1900 (Russ.) Ref. Bot. Zentralbl. 89, 1901.